ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 84

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

УДК 581.3

© И. И. Шамров

СЕМЯЗАЧАТОК КАК ОСНОВА СЕМЕННОГО ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: КЛАССИФИКАЦИЯ СТРУКТУР

I. I. SHAMROV. THE OVULE AS THE BASE OF THE SEED REPRODUCTION IN FLOWERING PLANTS: CLASSIFICATION OF THE STRUCTURES

Сравнительное изучение развития и строения семязачатка различных цветковых растений позволило сделать ряд следующих выводов: 1) морфологическую дифференциацию структур семязачатка определяет зональное строение его примордия, в котором выделяется 5 зон: периферическая, апикальная, базальная, латеральная и переходная; 2) строение нуцеллуса обусловлено характером делений клеток субэпидермального слоя плаценты: периклинальные деления свидетельствуют о возможности формирования красси- и медионуцеллятных семязачатков с базальной областью в нуцеллусе, а их отсутствие — о возможности формирования тенуинуцеллятных семязачатков; 3) преобразования халазальной зоны нуцеллуса характерны только для красси- и медионуцеллятных семязачатков: подиум формируется в крассинуцеллятных семязачатках (компликатная и типовая вариации), постаменто-подиум — преимущественно в медионуцеллятных (аподермальная и синдермальная вариации), а также крассинуцеллятных (редуцированная вариация), постамент — в крассинуцеллятных (компликатная и типовая вариации) и медионуцеллятных (перманентная вариация); 4) на основе разработанных принципов типизации проведена ревизия существующих классификаций и предложены оригинальные классификации типов семязачатка по развитию и строению нуцеллуса, интегумента, халазы, фуникулуса, обтуратора; 5) эволюция семязачатка цветковых растений сопровождалась, вероятно, как усложнением его структур, так и постепенной редукцией и исчезновением отдельных структур, при этом однодольные и двудольные растения характеризовались самостоятельными линиями развития.

Ключевые слова: структура семязачатка, классификация, дифференциация.

Интерес к эмбриологии постоянно возрастает. Успешное применение новых нестандартных технологий в генетике, селекции и семеноводстве зависит прежде всего от знания теоретических основ семенной репродукции растений.

Особенности строения семязачатка, как и ряд других эмбриологических признаков, используются при решении дискуссионных вопросов систематики и филогении цветковых растений (Meeuse, Bouman, 1974; R. Dahlgren, 1980; Камелина, 1980, 1991; Tobe, Raven, 1985; Kapil, Bhatnagar, 1991; Терехин, 1996; Takhtajan, 1997, и др.). Все большее значение приобретают они при создании генетико-селекционных программ и разработке эффективных биотехнологий. Особенно это актуально в связи с введением ряда растений в культуру и выявлением причин, вызывающих нарушения в протекании репродуктивных процессов под действием неблагоприятных факторов окружающей среды. Вскрыть закономерности, обусловливающие нормальное семенное воспроизведение у цветковых растений, невозможно без четкого понимания структурных основ семязачатка.

К настоящему времени накопился большой фактический материал, требующий систематизации и переосмысления. Разнообразие структур семязачатка часто не укладывается в рамки существующих классификаций (Mirbel, 1829; Van Tieghem, 1898, 1901, 1903; Schnarf, 1929; Goebel, 1933; Bocquet, 1959; Periasamy, 1962; Корчагина, 1969; Савченко, 1973; Corner, 1976; Bouman, Boesewinkel, 1991, и др.). Особенно актуальными представляются выявление принципов, лежащих в основе организации семязачатка, и разработка критериев типизации его структур.

Принципы организации и типизации семязачатка

При характеристике изучаемого объекта обычно используются 2 категории принципов: принципы организации и принципы типизации. Применительно к семязачатку ***принципы организации*** представляют собой систему положений, определяющих характер его возникновения и становления. Существует система принципов, при которой одни из них касаются семязачатка в целом, а другие — только его отдельных структур. Известный ***принцип поливариантности развития***, предложенный при изучении семязачатка Т. Б. Батыгиной (1993), реализуется в процессе детерминированного развития семязачатка у разных растений. ***Принцип пространственно-временнóй координации*** (Wareing, Phillips, 1978; Vasilyeva et al., 1987) проявляется в том, что каждая структура в примордии семязачатка возникает в определенное время и в определенном месте. Принципы организации, относящиеся к отдельным структурам семязачатка, в разной степени применялись при изучении интегумента, зародышевого мешка и особенно эмбриогенеза, где известны под названием «законов Суэжа» (Souèges, 1937). Однако из 4 «законов» для семязачатка в качестве принципов могут быть использованы только 3: ***принцип происхождения*** (еще в примордии семязачатка можно точно установить клетки, инициирующие определенные структуры семязачатка), ***принцип расположения*** (положение инициальных клеток и характер их развития соответствуют той роли, которую будет выполнять та или иная структура) и ***принцип назначения*** (инициальные клетки дают начало всегда одним и тем же структурам семязачатка). Четвертый принцип — ***принцип дублирования***: в семязачатке определенных таксонов могут дифференцироваться дублирующие структуры, обеспечивающие надежность системы репродукции (Батыгина, 1993; Batygina, 1993).

При создании классификаций наиболее часто используются ***принципы типизации*** — т. е. система исходных положений, направленных на выявление черт сходства и различия исследуемых объектов. Различное время существования и морфологическое разнообразие (форма, размеры, строение клеток и тканей) одних и тех же структур семязачатка у различных растений являются основой принципов типизации.

Вышеуказанные принципы организации и типизации составили базис наших исследований по развитию и строению семязачатка у разных цветковых растений. Их использование позволило выявить закономерности морфогенеза семязачатка, провести типизацию структур и оценить их взаимосвязи с позиций системного подхода.

Организация семязачатка и типизация его структур

Семязачаток — орган цветковых растений, состоящий из нуцеллуса (= мегаспорангия), интегументов, халазы и фуникулуса, при этом основную функцию воспроизведения выполняет нуцеллус, в котором происходит мегаспорогенез, формируются зародышевый мешок, а после оплодотворения — зародыш. В зависимости от формы и взаимоположения различных частей различают обычно 5 основных морфологических типов семязачатка: ортотропный, анатропный, гемитропный, амфитропный и кампилотропный (Mirbel, 1829; Goebel, 1933; Bocquet, 1959; Савченко, 1973; Bouman, 1984, и др.). Кроме того, выделяют еще гипертропный и цирцинотропный типы (Савченко, 1973).

Рассмотрение вопросов типизации семязачатка начнем с особенностей организации его примордия, в котором происходят первые процессы дифференциации структур. ***Примордий семязачатка*** — ранняя стадия развития семязачатка до начала дифференциации его структур. Установлены 3 способа возникновения примордиев: 1) за счет периклинальных делений клеток субэпидермы, 2) за счет периклинальных делений нижележащего слоя, 3) за счет одновременных делений клеток субэпидермального и третьего слоев плаценты (промежуточный способ) (Warming, 1874, 1878). Строение примордия семязачатка описывали с позиций теории гистогенов (Schmitz, 1872), теории туники-корпуса (Satina, 1945; Guttenberg, 1960; Brunkener, 1977, и др.). Исходя из положений теории туники-корпуса, Е. Л. Кордюм (1968, 1978) выделила

2 группы примордиев семязачатков. В группе А примордий семязачатка состоит из двуслойной туники и клеток корпуса, в группе Б — из клеток однослойной туники и корпуса. В первом случае в тунику преобразуются два слоя, а во втором — один слой плаценты.

В исследованиях F. Bouman и F. Boesewinkel (Bor, Bouman, 1974; Bouman; 1975, 1978, 1984; Boesewinkel, 1977, 1978, 1980, 1981, 1984, 1990; Venturelli, Bouman, 1986; Grootjen, Bouman, 1988, и др.) предложено подразделять примордии семязачатков на 3- и 2-зонные, что соответствует примордиям семязачатков групп А и Б классификации Кордюм. При этом использованы представления E. Warming (1878) об их инициации на плаценте и данные S. Satina (1945) о наличии 3 автономных зон (слоев) в примордии семязачатка цитохимерных растений *Datura*. Применение основных положений теории туники-корпуса к примордию семязачатка считается этими авторами нежелательным, так как трудно проследить судьбу слоев туники и корпуса при переходе от вегетативного апекса к зачатку цветка и возникновению затем плаценты и семязачатка. Следует подчеркнуть, что ими допускается параллельное использование терминов «туника» («эпидермальный» и «субэпидермальный» слои примордия семязачатка) и «корпус» (его нижележащие слои).

Анализ данных показал, что при формировании семязачатков, характеризующихся отсутствием халазальной зоны нуцеллуса (*Orobanchaceae* — Никитичева, Терехин, 1976; *Gentianaceae* — Шамров, 1990; Shamrov, 1991, 1996а), периклинальные деления клеток идут в 3-м слое плаценты (рис. 1, *5*, *8*). В этом случае эпидермальный и субэпидермальный слои действительно являются едиными для плаценты и примордия семязачатка. У значительного числа таксонов примордий семязачатка формируется за счет периклинальных делений как субэпидермальных, так и нижележащих клеток плаценты, что сопровождается «сдвигом» слоев примордия семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты (*Alliaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Grossulariaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*, *Santalaceae* — Винтер, Шамров, 1991; Шамров, Винтер, 1991; Shamrov et al., 1992; Шамров, Анисимова, 1993а,б; Шамров, 1994а,б, 1997а,б, 1998, 1999) (рис. 2, *1—8*; 3, *1—5*). У ряда высокоспециализированных таксонов (*Campanulaceae*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Жинкина, 1994) периклинальные деления обнаруживаются только в субэпидермальных клетках плаценты, которая становится 2-слойной (рис. 1, *1—4*; 4, *1—5*). Независимо от способа возникновения примордии семязачатков состоят из эпидермального и субэпидермального слоев и осевых рядов клеток.

Как было показано ранее для апекса побега, вклад меристемы в дифференциацию тканей и органов становится понятным согласно концепции цитогистологической зональности (Foster, 1938; Popham, Chan, 1952; Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1958; Gifford, Corson, 1971; Mignotte et al., 1989, и др.). Исходя из основных положений этой концепции, считаем возможным выделить следующие зоны в сформированном примордии семязачатка: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (зону дифференцирующихся археспориальных клеток в субэпидермальном слое), латеральную (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток), базальную (продольные ряды клеток под субэпидермой) и переходную (дифференцируется непосредственно под археспориальной клеткой либо несколько ниже) (рис. 5, *1—4*).

Каждая зона примордия семязачатка дает определенную область семязачатка, степень выраженности которой варьирует у разных таксонов, что приводит в конечном итоге к различным типам семязачатков. Из периферической зоны образуются эпидерма нуцеллуса, халазы, фуникулуса, часто интегументы. На базе апикальной зоны формируется мегаспороцит или мегаспороцит и париетальная ткань. Латеральная зона дает начало латеральной области нуцеллуса и наружной области халазы и фуникулуса, а базальная зона — базальной (осевой) области нуцеллуса и прокамбиальным тяжам клеток в халазе и фуникулусе. Переходная зона образует собственно гипостазу семязачатка (Шамров, 1994а,б).

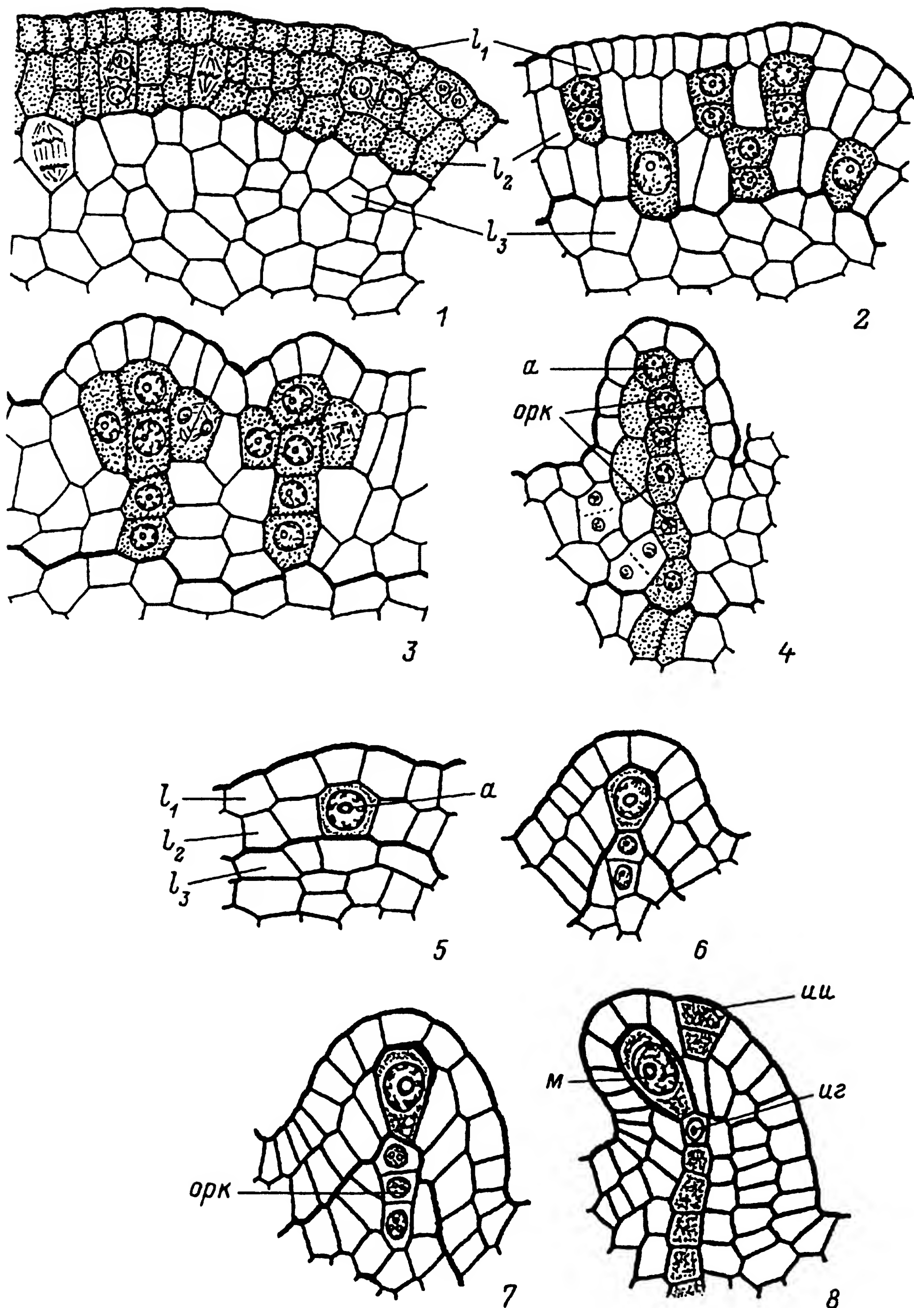


Рис. 1. Формирование примордия семязачатка на плаценте и дифференциация структур у *Azorina vidalii* (*1—4*) и *Gentiana cruciata* (*5—8*).

а — археспориальная клетка; *ии* — инициали интегумента; *иг* — инициаль гипостазы; *м* — мегаспороцит; *орк* — осевой ряд клеток; l_1, l_2, l_3 — эпидермальный, субэпидермальный и третий слои меристемы плаценты соответственно (*1—4* — по: Шамров, Жинкина, 1994).

Нуцеллус — основная часть семязачатка семенных растений, в которой происходят мегаспоро- и гаметогенез, а после оплодотворения формируется зародыш — спорофит нового поколения. Термин предложил C. Mirbel (1829). Гомолог мегаспорангия других высших растений.

Обсудим некоторые терминологические вопросы. При характеристике нуцеллуса обычно учитывается своеобразие его различных зон. Считаем целесообразным сохранить традиционные названия «микропилярная» и «халазальная» зоны, поскольку они ориентируют исследователей на топографию зон нуцеллуса относительно других структур семязачатка (микропиле, халаза). Промежуточную зону предлагаем обозначать как «средняя» зона (рис. 6, *1*).

На основании генезиса различных областей нуцеллуса из определенных зон примордия семязачатка предлагаем выделять в нем 3 области: апикальную (над формирующимся мегаспороцитом — париетальная ткань), базальную (непосредственно под мегаспороцитом — верхняя часть продольных рядов клеток примордия семязачатка) и латеральную (окружает с боков не только развивающийся мегаспороцит, но и апикальную, и базальную области). Эпидермальный слой, являющийся общим периферическим слоем всего нуцеллуса, при характеристике областей нуцеллуса не учитывается (рис. 6, *2*).

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием в развитии и строении нуцеллуса. Вопросы классификации семязачатков по типу нуцеллуса являются предметом широкого обсуждения. Первую классификацию предложил Ph. Van Tieghem (1898), который разделил семязачатки на крассинуцеллятные (лат. crassus — толстый) и тенуинуцеллятные (лат. tenuis — тонкий). Крассинуцеллятные семязачатки характеризуются массивным нуцеллусом, а тенуинуцеллятные — тонким, слабо развитым нуцеллусом из одного слоя клеток и эпидермы. Эти термины в течение длительного времени находились в центре внимания многих исследователей. Сам автор считал впоследствии (Van Tieghem, 1901), что наиболее существенным различием между семязачатками по нуцеллусу является время его существования. Он предложил переименовать крассинуцеллятные семязачатки в перпариетные (лат. per — очень и parietis — стенка) (т. е. с долго сохраняющимся нуцеллусом), а тенуинуцеллятные семязачатки — в транспариетные (лат. trans — через, сквозь) (т. е. с эфемерным нуцеллусом). В дальнейшем K. Schnarf (1929) объединил оба эти подхода и считал крассинуцеллятными семязачатки с массивным, долго существующим нуцеллусом, а тенуинуцеллятными — с относительно слабо развитым нуцеллусом, разрушающимся до оплодотворения.

Понятия «крассинуцеллятность» и «тенуинуцеллятность» наполнил новым содержанием E. Asplund (1920). Прежде всего он уточнил термин «тенуинуцеллятный семязачаток», под которым он понимал семязачаток с нуцеллусом в виде эпидермального слоя вокруг археспориальной клетки, что особенно характерно для спайнолепестных растений. Он предложил учитывать наличие париетальных (кроющих) клеток в крассинуцеллятных семязачатках и их отсутствие в тенуинуцеллятных.

В дальнейшем содержание понятий «крассинуцеллятный» и «тенуинуцеллятный» семязачатки претерпело изменения. Их смысл до сих пор понимается неоднозначно. Во многих обобщающих работах крассинуцеллятными считаются семязачатки, в которых археспорий преобразуется в мегаспороцит с образованием париетальных клеток, а тенуинуцеллятными — семязачатки, в которых париетальные клетки не формируются (Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Young, Watson, 1970; R. Dahlgren, 1980; Bouman, 1984, Kapil, Bhatnagar, 1991, и др.). Таким образом, разделение семязачатков по нуцеллусу на красси- и тенуинуцеллятные было проведено на основе одного (наличие париетальной ткани) либо двух (степень массивности и наличие париетальной ткани, степень массивности и время существования) критериев. Однако уже K. Dahlgren (1927) обнаружил, что массивность нуцеллуса не всегда совпадает с наличием кроющих клеток, и практически впервые осознал необходимость выделения промежуточного типа семязачатка (кроме красси- и тенуинуцеллятного типов). Для более полной характеристики нуцеллуса он предложил выделять синдермальные

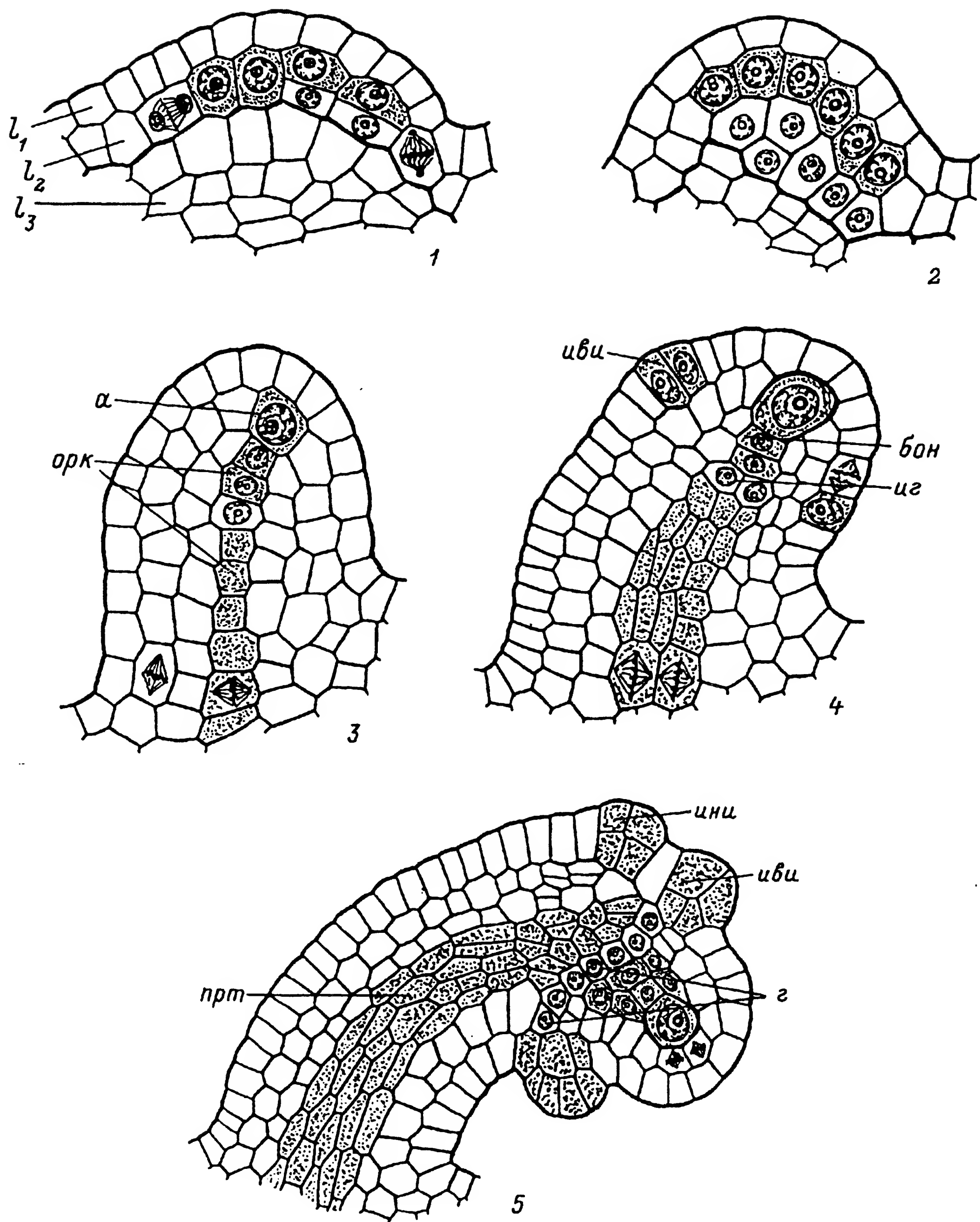


Рис. 2. Формирование примордия семязачатка на плаценте и дифференциация структур у *Nymphaea gigantea* (*1—5*) и *Paeonia lactiflora* (*6—8*).

бон — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *ини* — инициали наружного интегумента, *нк* — нуцеллярный колпачок, *прт* — прокамбиальные тяжи, *пт* — париентальная ткань, *ск* — спорогенные клетки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 (*1—5* — по: Шамров, Винтер, 1991, с изменениями).

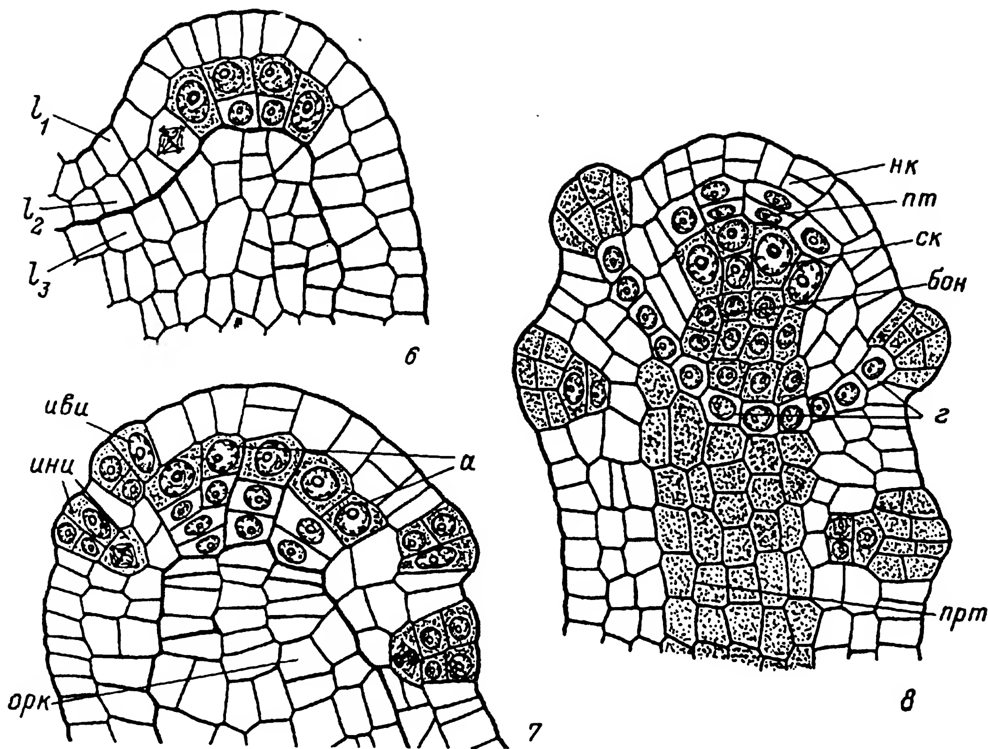


Рис. 2 (*продолжение*).

семязачатки, в которых кроющие клетки отсутствуют, и аподермальные, когда кроющие клетки имеются. В дальнейшем эта идея была поддержана рядом авторов (Терзийски, 1970; Norstog, 1974; Khaleel, Siemsen, 1989; Камелина, 1991; Веселова и др., 1994). G. Davis (1966) различает еще один тип семязачатка — псевдокрассинуцеллятный (париетальная ткань отсутствует, но формируется многослойный нуцеллярный колпачок). Э. С. Терехин (1996) считает необходимым выделить из категории крассинуцеллятных семязачатки с многослойной эпидермой нуцеллуса и многослойной париетальной тканью и назвать их эпикрассинуцеллятными. Е. Л. Кордюм (1978) решила отойти от традиционного разделения семязачатков на красси- и тенуинуцеллятные; ею выделены 8 типов, объединенных в 2 группы на основании особенностей формирования примордия семязачатка. Однако в этой классификации больше внимания уделено морфологическому разнообразию археспория.

Предлагаем оригинальную классификацию типов семязачатка по развитию и строению нуцеллуса, включающую в себя 3 типа: крассинуцеллятный, тенуинуцеллятный и медионуцеллятный (Shamrov, 1996b, 1997). Типы выделены на основании критериев крассинуцеллятности и тенуинуцеллятности. Критерий крассинуцеллятности: 1) все области нуцеллуса (апикальная, базальная и латеральная) выявляются топографически и представлены одним и более слоями; 2) нуцеллус, особенно его основная область — латеральная, разрушается после оплодотворения. Критерий тенуинуцеллятности: 1) области нуцеллуса топографически не выражены, нуцеллус представлен эпидермальным слоем; 2) нуцеллус разрушается, как правило, до оплодотворения. Наличие или отсутствие интегументального тапетума служит дополнительной характеристикой тенуинуцеллятности или крассинуцеллятности соответственно. Нами использован ряд общих подходов и терминов, предложенных для классификации типов стенки микроспорангия (Терехин и др., 1993).

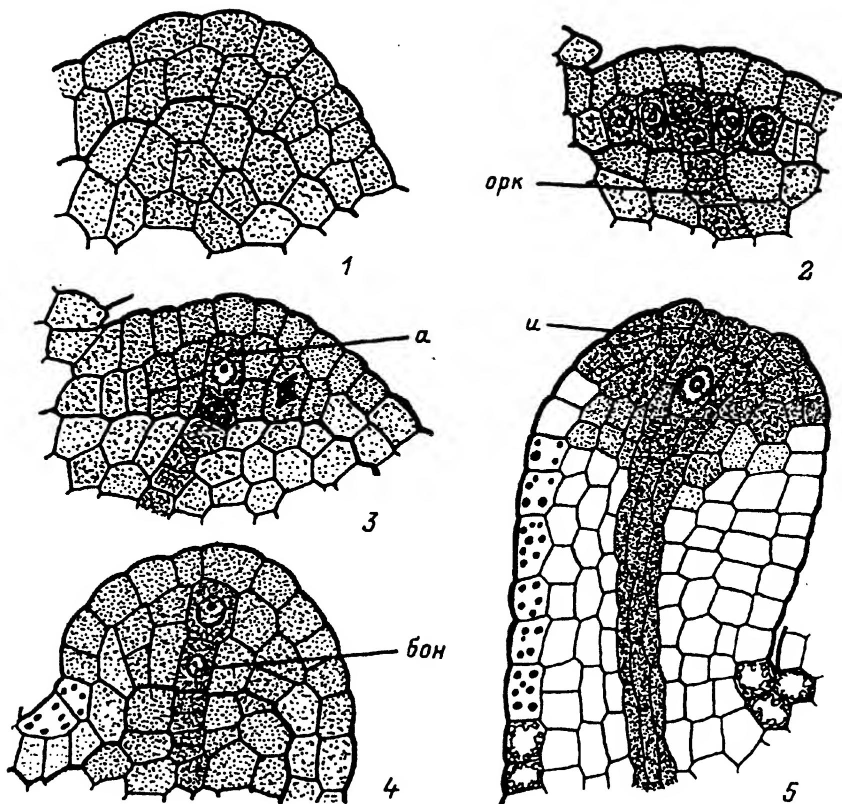


Рис. 3. Формирование примордия семязачатка на плаценте и дифференциация структур у *Santalum album* (*1—5*).

и — интегумент. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

В семязачатках крассинуцеллятного типа наименее вариабельной является латеральная область нуцеллуса. Специфика ее генезиса положена в основу разделения вариаций: 1) число инициальных слоев латеральной области нуцеллуса, дифференцирующихся в примордии семязачатка; 2) возможность периклинальных делений их клеток. Вариации: к о м п л и к а т н а я (анг. complicated — усложненный) — 2 инициальных слоя латеральной области нуцеллуса, за счет периклинальных делений клеток которых латеральная область с самых ранних стадий развития дифференцирована на две части — наружную и внутреннюю; латеральная область нуцеллуса многослойная (*Ceratophyllaceae*, возможно *Nelumbonaceae*); т и п о в а я — один инициальный слой, клетки которого делятся периклинально; латеральная область нуцеллуса многослойная (многие таксоны двудольных и однодольных растений); р е д у ц и р о в а н н а я (англ. reduced — сокращенный) — один инициальный слой, клетки которого периклинально не делятся; латеральная область однослойная (некоторые *Alliaceae* и *Hemerocallidaceae*) (рис. 7).

В семязачатках тенуинуцеллятного типа нуцеллус представлен эпидермальным слоем. Выделяются 2 вариации: т и п о в а я, или симпетальная, — эпидермальный слой полностью окружает развивающийся мегаспороцит; клетки нуцеллуса разрушаются до оплодотворения, что часто коррелирует с дифференциацией интегументального тапетума (преимущественно двудольные: *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Gesneriaceae*, *Lamiaceae* и др.); р е д у ц и р о в а н н а я — нуцеллус представлен несколькими эпидермальными клетками над апикальной частью мегаспороцита, разрушается до оплодотворения; интегументальный тапетум не дифференцируется (*Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Theligoniaceae*, некоторые *Olacaceae*) (рис. 7).

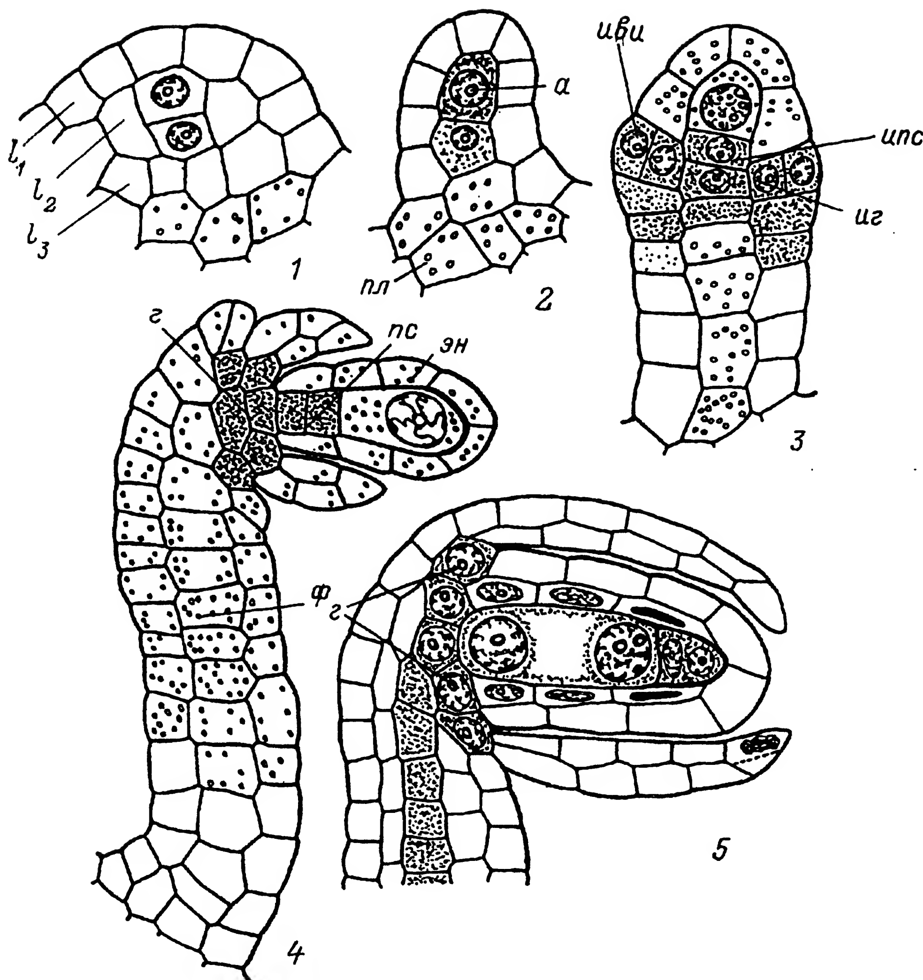


Рис. 4. Формирование примордия семязачатка на плаценте и дифференциация структур у *Gymnadenia conopsea* (*1—4*) и *Listera ovata* (*5*).

ипс — инициали постамента, *пл* — плацента, *пс* — постамент, *ф* — фуникулус, *эн* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

Для медионуцеллятных семязачатков (лат. medius — средний) характерно сочетание элементов критериев «крассинуцеллятности» и «тенуинуцеллятности». Выделяются 3 вариации. А п о д е р м а л ь н а я (греч. apo — от, не; derma — кожа; термин предложил K. Dahlgren, 1927), или крассинуцеллятная вариация, — в нуцеллусе топографически выявляются все области, представленные 2—3 слоями; бóльшая часть нуцеллуса разрушается до оплодотворения, что коррелирует с формированием интегументального тапетума (*Alangiaceae*, *Davidiaceae*, некоторые *Araliaceae*, *Arecaceae*, *Celastraceae*, *Rhizophoraceae*). П е р м а н е н т н а я (лат. permanens — остающийся), или тенуинуцеллятная вариация, — в нуцеллусе кроме эпидермального слоя выделяются слабо развитые однослойные латеральная и базальная области; большая часть нуцеллуса разрушается до оплодотворения; наличие интегументального тапетума непостоянно. В зависимости от того, какая область нуцеллуса присутствует в семязачатке, можно выделить 2 субвариации: б а з а л ь н а я (*Burmaniaceae*, многие *Orchidaceae*, некоторые *Linaceae* (*Radiola*)) и л а т е р а л ь н а я (*Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae*, некоторые *Orchidaceae* (*Listera*)). С и н д е р м а л ь н а я (греч. syn —

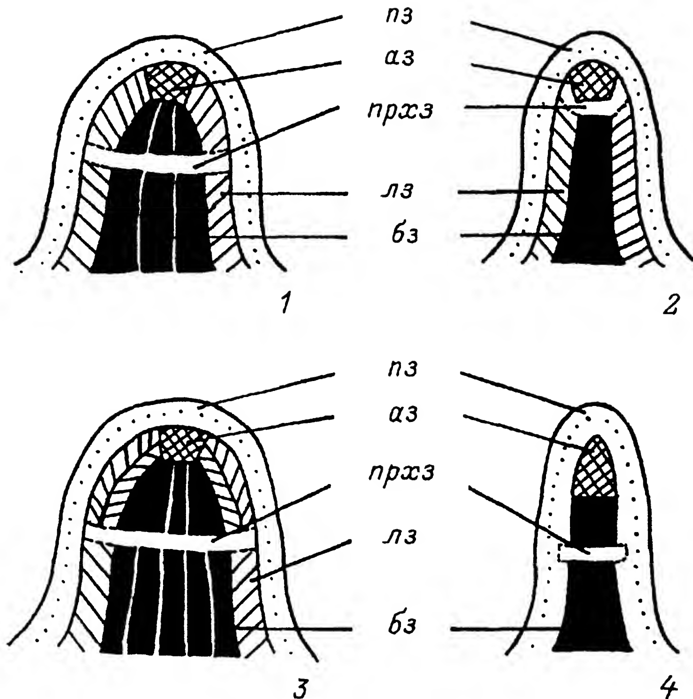


Рис. 5. Зональное строение примордия семязачатка.

1 — *Nymphaea gigantea*, *2* — *Gentiana cruciata*, *3* — *Ceratophyllum demersum*, *4* — *Gymnadenia conopsea*. Зоны: *аз* — апикальная, *бз* — базальная, *лз* — латеральная, *пз* — периферическая, *прхз* — переходная.

вместе и derma — кожа; термин предложил K. Dahlgren, 1927) вариация — в нуцеллусе семязачатка выделяются только латеральная и базальная области, вследствие чего мегаспороцит располагается непосредственно под эпидермой. Выделяются 2 субвариации: многослойная — латеральная и базальная области состоят из 2 и более слоев; интегументальный тапетум, как правило, не дифференцируется (преимущественно однодольные — *Liliaceae*, *Poaceae*, *Zosteraceae*, некоторые *Alliaceae*, *Hemerocallidaceae*), и однослойная — латеральная и базальная области представлены одним слоем; интегументальный тапетум дифференцируется (*Arecaceae*, *Balsaminaceae*, *Campanulaceae*, *Lecythidaceae*, *Velloziaceae*) (рис. 8). Растения с синдер-

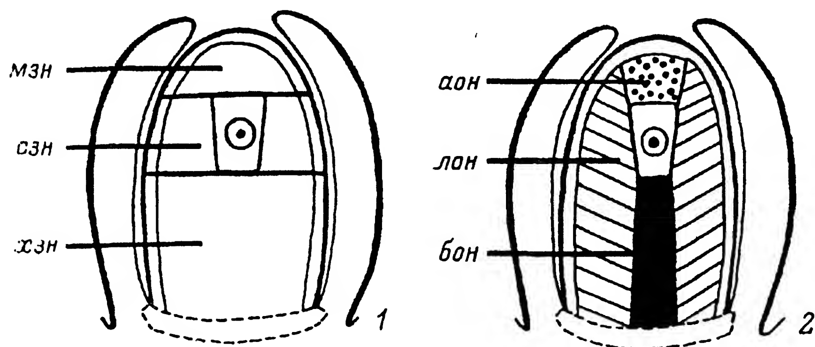


Рис. 6. Топография нуцеллуса семязачатка.

1 — зоны нуцеллуса: *мзн* — микропилярная, *сзн* — средняя, *хзн* — халазальная; *2* — области нуцеллуса: *аон* — апикальная, *бон* — базальная, *лон* — латеральная.

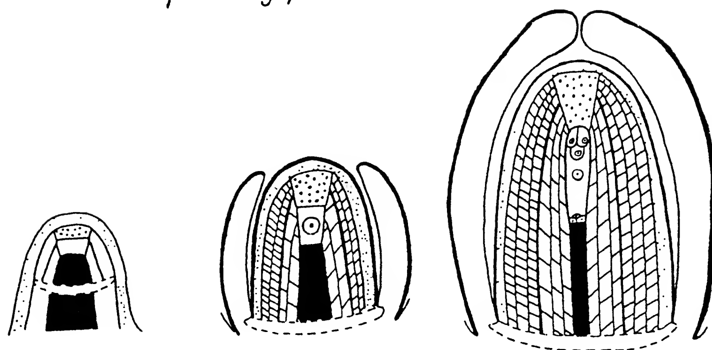
мальной вариацией медионуцеллятного типа часто характеризуются наличием массивного нуцеллярного колпачка, т. е. в эту вариацию могут быть включены все разнообразные формы семязачатков псевдокрассинуцеллятного типа, по Davis (1966).

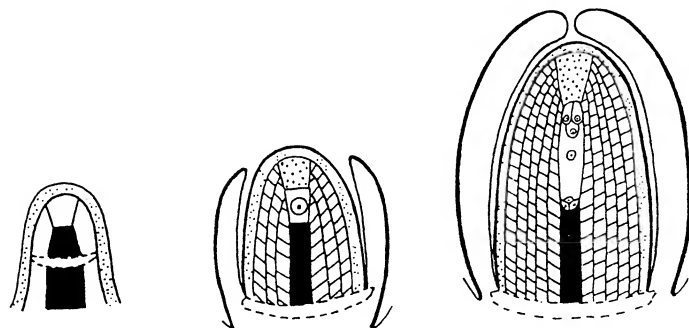
В нуцеллусе образуются различные специфические структуры. В микропилярной зоне формируются нуцеллярный колпачок (за счет периклинальных делений клеток эпидермы; в зрелом семени клеточные оболочки могут утолщаться, в результате чего возникает эпистаза) и париетальная ткань (за счет делений париетальной клетки, наружной производной периклинально делящейся археспориальной клетки). Эти структуры имеют свой генезис и характерное строение клеток, в связи с чем трудно согласиться с мнением Терехина (1996) о включении их в один термин «эпиарх».

Наибольшую дискуссию вызывает трактовка постамента, подиума, а также гипостазы, которые рядом исследователей не считаются принципиально различными структурами. История рассматриваемых понятий начинается с представлений Van Tieghem (1901, 1903). Им был предложен термин «гипостаза» для обозначения ткани, состоящей из клеток с лигнифицированными оболочками и служащей, по его мнению, барьером для роста зародышевого мешка в направлении основания семязачатка. Форма гипостазы варьирует от диска, чаши до колонки. K. Dahlgren (1940) ввел термин «подиум» и подтвердил необходимость выделения термина «постамент», использованного впервые M. Westermaier (1890): постамент — колонка клеток под антиподами зародышевого мешка, подиум — долго сохраняющийся остаток нуцеллуса чашевидной формы. K. Dahlgren (1940) и ряд авторов (Maheshwari, 1950; Савченко, 1973) считали, что гипостаза, подиум и постамент представляют собой лишь модификации единого образования, в котором одни структуры в процессе развития могут трансформироваться в другие. Это привело к неоднозначному толкованию и смешению этих понятий (Kapil, Bhandari, 1964; Szujko-Lacza, 1978; Tilton, 1980; Rudall, 1997). Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что термин «гипостаза», предложенный Van Tieghem (1901, 1903), следует рассматривать как корпоративный (в широком смысле слова). Он включает в себя «собственно гипостазу», постамент и подиум. Нами предлагается оригинальная трактовка этих структур (Шамров, 1990; Shamrov, 1991, 1992; Винтер, Шамров, 1991; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Анисимова, 1993в; Батыгина, Шамров, 1994а,б; Batygina, Shamrov, 1994; Шамров, 1994а, ж, з) (рис. 9).

Постамент — ткань нуцеллуса, располагающаяся в виде колонки под спорогенными или гаметофитными структурами. Термин предложил Westermaier (1890). Постамент представляет собой осевую часть нуцеллуса в красси- и медионуцеллятных семязачатках. В него преобразуются клетки верхних слоев базальной области нуцеллуса. Он образован удлиненными или таблитчатыми клетками в виде рядов, доходящих до гипостазы и часто напоминающих по строению прокамбиальные клетки. Продолжительность существования постамента скоррелирована с особенностями развития и функционирования других структур нуцеллуса. Чаще всего колонка клеток разрушается до или сразу же после оплодотворения. У некоторых таксонов (*Fagaceae*, *Nymphaeaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*) постамент, представленный тонкостенными клетками, дегенерирует на средних стадиях эмбриогенеза, у других (*Araceae*, *Costaceae*, *Geissolomataceae*, *Grossulariaceae*, *Zingiberaceae*) он состоит из одревесневших клеток и сохраняется в зрелом семени (Shamrov, 1992; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1994а, з, 1997а,б, 1998) (рис. 4, *3*, *4*; 10, *1—4*).

Подиум — структура бокаловидной формы, возникающая в халазальной зоне нуцеллуса. Термин предложил K. Dahlgren (1940), описание структуры дано позже (Bor, Bouman, 1974; Bor, Kapil, 1975). Ее генезис не был прослежен. Как показало наше исследование, подиум формируется в крассинуцеллятных семязачатках с длительно существующей латеральной областью нуцеллуса после оплодотворения. Он дифференцируется в форме бокала в халазальной зоне нуцеллуса на ранних стадиях развития семязачатка за счет периклинальных делений клеток, как правило субэпидермы, реже и эпидермы (*Trapaceae* — Titova et al., 1997) латеральной области нуцеллуса (латеральная часть подиума) и антиклинальных делений клеток нижних





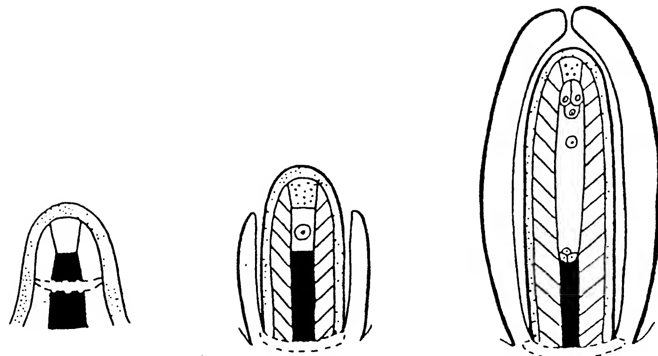


Рис. 7. Типы семязачатка по развитию и строению нуцеллуса: крассинуцеллятный и тенуинуцеллятный типы и их вариации.

слоев базальной области (центральная часть подиума). В сформированном семязачатке верхняя граница подиума находится на уровне антипод зародышевого мешка. Между подиумом и зародышевым мешком находится паренхимная ткань нуцеллуса, которая разрушается в процессе развития семени, и подиум постепенно приходит в контакт с эндоспермом. Вариации в строении и времени дифференциации подиума скоррелированы со степенью массивности крассинуцеллятного семязачатка (*Ceratophyllaceae*, *Juncaceae*, *Paeoniaceae*). Обычно подиум состоит из нескольких слоев таблитчатых клеток с плотной цитоплазмой. Клетки сначала тонкостенные и могут

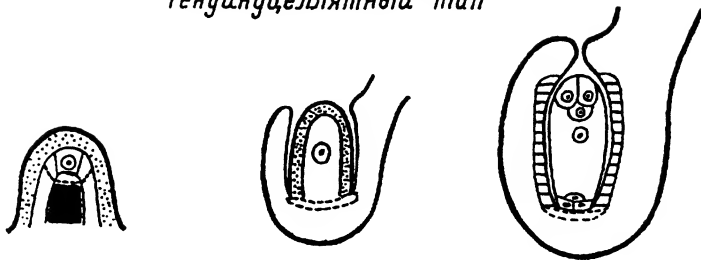




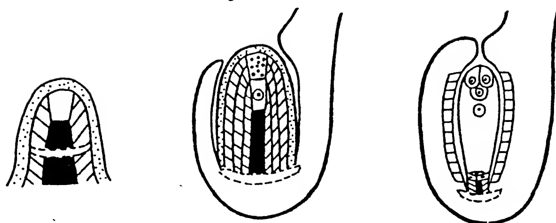
Рис. 7 (*продолжение*).

частично дегенерировать в процессе развития семени. Чаще всего они становятся толстостенными. Полностью или частично подиум сохраняется в виде чаши в зрелом семени (*Ceratophyllaceae*, *Grossulariaceae*, *Juncaceae*, *Nymphaeaceae* и др.) (Shamrov, 1992; Шамров, Анисимова, 1993а—в; Шамров, 1994а, ж, 1997а,б, 1998) (рис. 10, *1—4*).

Постаменто-подиум — специализированная структура, формирующаяся в халазальной зоне нуцеллуса и сочетающая в себе признаки постамента и подиума (Shamrov, 1992). Синонимы: подиум (K. Dahlgren, 1940), нуцеллярная колонка, или колонковидный подиум (Терехин, 1990; Шамров, 1994ж). Формированию этой структуры обычно предшествует разрушение клеток микропилярной и средней зон нуцеллуса еще до оплодотворения, при этом оставшаяся халазальная зона принимает вид колонки. У исследованных нами *Allium caspium*, *Azorina vidalii*, *Gagea stipitata*, *Hemerocallis citrina* в халазальной зоне нуцеллуса выделяются ряды из удлиненных клеток (потенциально они могут трансформироваться в постамент и центральную часть подиума) и 1—2 слоя латеральной области (клетки 1—2 раза делятся периклинально, как и в случае образования инициалей латеральной части подиума). Несмотря на тенденции к образованию постамента и подиума, халазальная зона нуцеллуса ведет себя как единая структура. В процессе формирования семени она постепенно разрушается, начиная с апикальной части (Шамров, 1994а, 1999; Шамров, Жинкина, 1994) (рис. 11, *1—3*; 12, *5*, *6*).

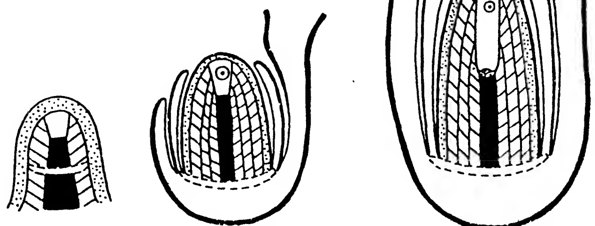
Гипостаза — пограничная ткань между нуцеллусом, интегументами и халазой. Она присуща семязачаткам большинства цветковых растений. В тенуинуцеллятных (*Gentianaceae*, *Lamiaceae*) и некоторых медионуцеллятных (*Listera*, *Orchidaceae*) семязачатках гипостаза располагается непосредственно под зародышевым мешком (рис. 1, *8*; 4, *5*; 12, *1*). В крассинуцеллятных (*Ceratophyllaceae*, *Elaeagnaceae*, *Nymphaeaceae*, *Resedaceae*) (рис. 2, *4*, *5*, *8*; 10, *1—4*) и многих медионуцеллятных семязачатках (*Alliaceae*, *Campanulaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*) (рис. 4, *3*, *4*; 12, *5*, *6*) между ней и зародышевым мешком имеется ткань нуцеллуса, которая может разрушаться в процессе развития семени, в результате чего гипостаза постепенно оказывается под эндоспермом. Гипостаза дифференцируется на базе переходной зоны

Медионуцеллятный тип



аподермальная вариация

многослойная субвариация



однослойная субвариация

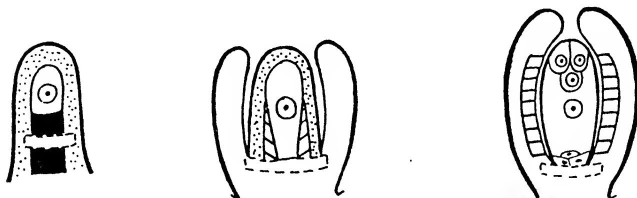


синдермальная вариация

базальная субвариация



латеральная субвариация



перманентная вариация

Рис. 8. Типы семязачатка по развитию и строению нуцеллуса: медионуцеллятный тип и его вариации и субвариации.

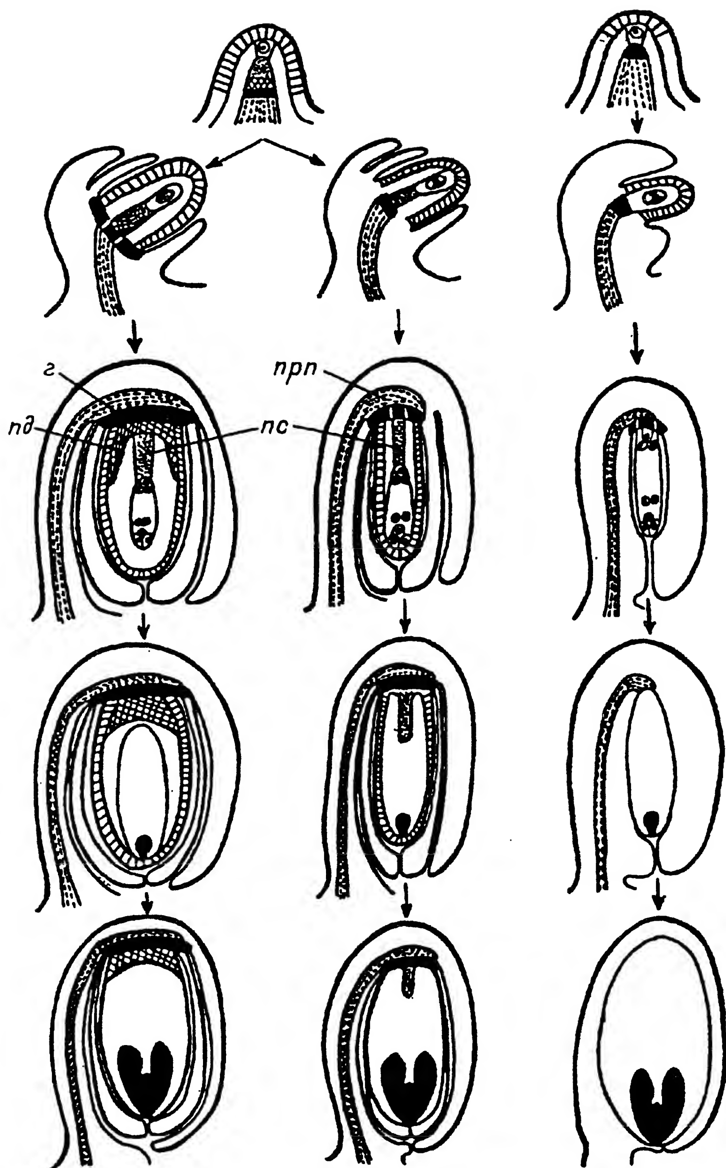
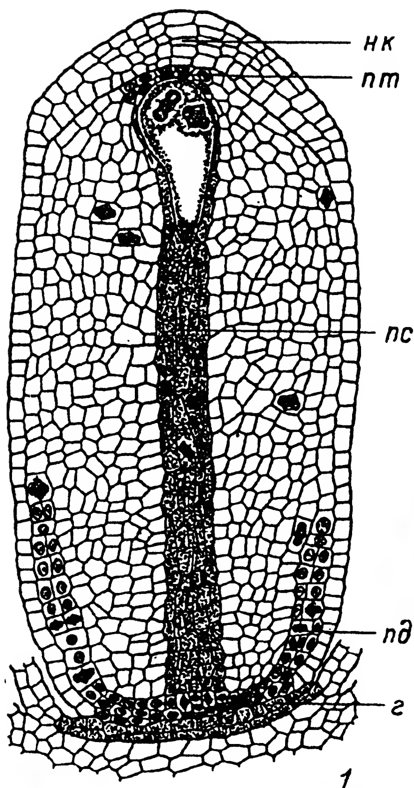


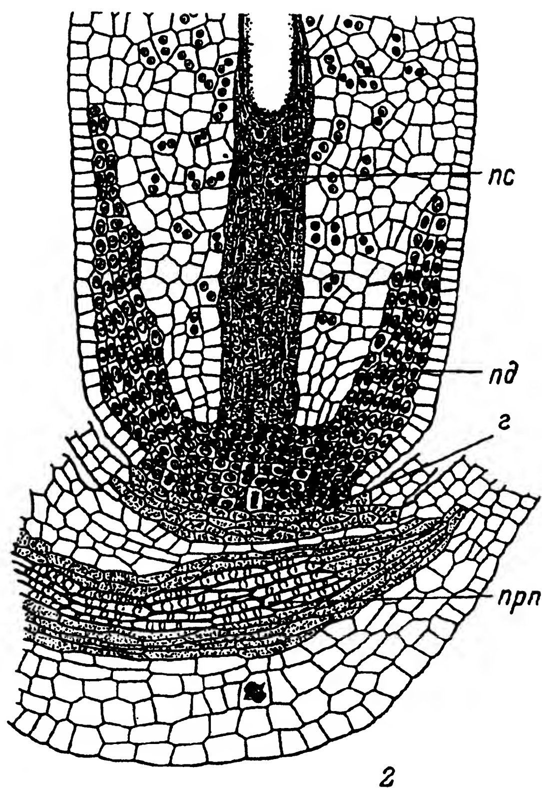
Рис. 9. Специализированные структуры семязачатка: гипостаза, подиум, постамент (по: Батыгина, Шамров, 1994а).

Левый ряд — крассинуцеллятный семязачаток, средний ряд — медионуцеллятный, правый ряд — тенуинуцеллятный. *пд* — подиум, *прп* — проводящий пучок. Остальные обозначений те же, что и на рис. 1, 2 и 4.

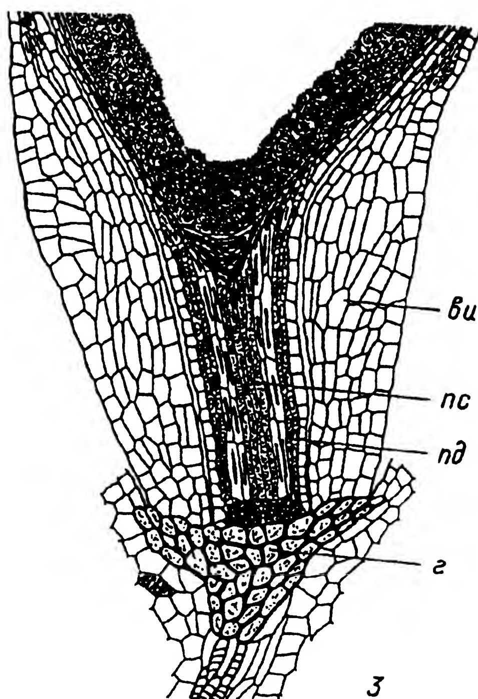
примордия семязачатка и чаще всего представлена группой клеток, имеющей форму диска или чаши. Сначала они изодиаметрические, тонкостенные, густоплазменные с крупным ядром, затем становятся таблитчатыми и вакуолизированными. Клеточные оболочки могут одревесневать или опробковевать, а содержимое клеток — заполняться таниноподобными веществами (*Ceratophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*). Продолжительность существования гипостазы скоррелирована с особенностями развития нуцеллуса, интегументов и зародышевого мешка, при этом выявляется тенденция к его сокращению у таксонов, более продвинутых в эволюционном отношении (Шамров, 1990, 1997а,б, 1998, 1999; Shamrov, 1991, 1992,



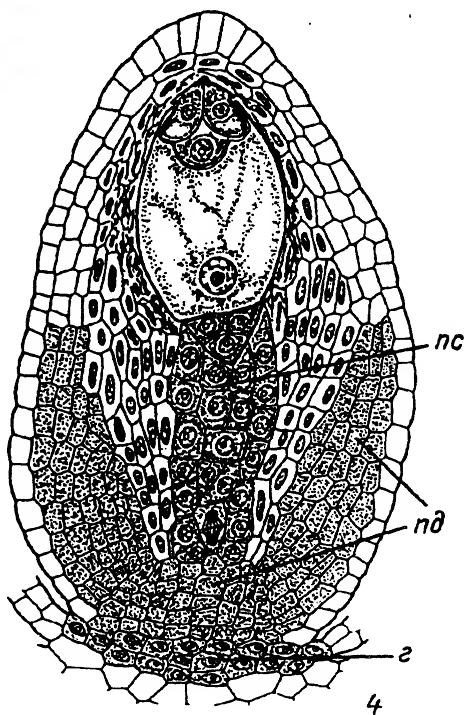
нк
пт
пс
пд
г
1



пс
пд
г
прп
2



ви
пс
пд
г
3



пс
пд
г
4

1996b; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, Анисимова, 1993а—в; Шамров, Жинкина, 1994; Batygina, Shamrov, 1994; Батыгина, Шамров, 1994б).

Основной функцией всех рассматриваемых специализированных структур является, по-видимому, участие в направленном транспорте веществ: гипостазы — в нуцеллус и интегументы, подиума — в латеральную и, возможно, апикальную области нуцеллуса, а постамента — в базальную область нуцеллуса (Шамров, 1990; Шамров, Анисимова, 1993в).

Интегумент — структура, окружающая мегаспорангий (= нуцеллус) семенных растений. Термин был предложен R. Brown (1826). Семязачатки цветковых растений по числу интегументов разделяют на битегмальные, унитегмальные и атегмальные. Этот признак наряду с другими используется в систематических и филогенетических исследованиях.

В интегументе формируются различные специализированные структуры. Эпидермальные клетки в апикальной части внутреннего интегумента могут делиться периклинально, в результате чего возникает оперкулум (рис. 9, *1*; 10, *3*, *4*). За счет периклинальных делений клеток может происходить локальное увеличение числа слоев паренхимы наружного интегумента. Возникает кольцевидная структура — микропилярный воротничок, при этом внутренний интегумент и нуцеллус образуют складки (рис. 10, *2*). В тенуинуцеллятных семязачатках, как правило, клетки внутренней эпидермы вокруг зародышевого мешка трансформируются в интегументальный тапетум, или эндотелий (рис. 10, *5*, *6*).

В битегмальных семязачатках первым, как правило, развивается внутренний, реже наружный интегумент (*Euphorbiaceae* — Bor, Bouman, 1974) либо может происходить одновременная дифференциация обоих интегументов (*Juncaceae*, *Magnoliaceae*, *Paeoniaceae* — Kapil, Bhandari, 1964; Шамров, Анисимова, 1993а,б; Шамров, 1997а). Еще E. Warming (1878) установил, что интегументы могут возникать за счет делений клеток эпидермы либо субэпидермы примордия семязачатка. Было предложено различать интегументы дермального и субдермального происхождения (Bouman, 1971a,b, 1974, 1984, и др.). Внутренний интегумент имеет почти всегда дермальное происхождение, в то время как наружный и единственный интегументы — дермальное либо субдермальное. Однако инициация интегумента и ранний гистогенез интегументов был изучен недостаточно. До сих пор оставалось неясным, каковы основные процессы развития интегументов и есть ли различия в формировании интегументов дермального и субдермального происхождения.

Интегументы закладываются в виде кольцевидных валиков, что уже хорошо видно из первых иллюстраций по генезису семязачатка (Mirbel, 1829). Наши исследования свидетельствуют о том, что заложению интегумента в виде кольцевидного валика предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток примордия семязачатка. Возникают вытянутые в радиальном направлении клетки, в цитоплазме которых могут накапливаться белки, декстрины (*Juncaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Анисимова, 1993а; Шамров, 1999). Отдельные клетки становятся инициалями, при этом их размеры, в том числе и ядер, увеличиваются. В случае дермального происхождения они делятся периклинально или наклонными перегородками, отделяя терминальные инициали (термин ввел Bouman, 1971b). В интегументах субдермального происхождения периклинальные деления отмечаются только в клетках субэпидермы, при этом, хотя эпидермальные клетки и выделяются сначала своими размерами и плотной цитоплазмой, они делятся только антиклинально, образуя эпидермальные слои.

На первых стадиях развития рост интегумента у многих растений происходит главным образом за счет периклинально делящихся клеток в апикальной части или

Рис. 10. Гипостаза, подиум и постамент в семязачатке *Nuphar lutea* (*1*, *2*), *Paeonia lactiflora* (*3*) и *Ribes aureum* (*4*).

ви — внутренний интегумент. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2, 4, 9.

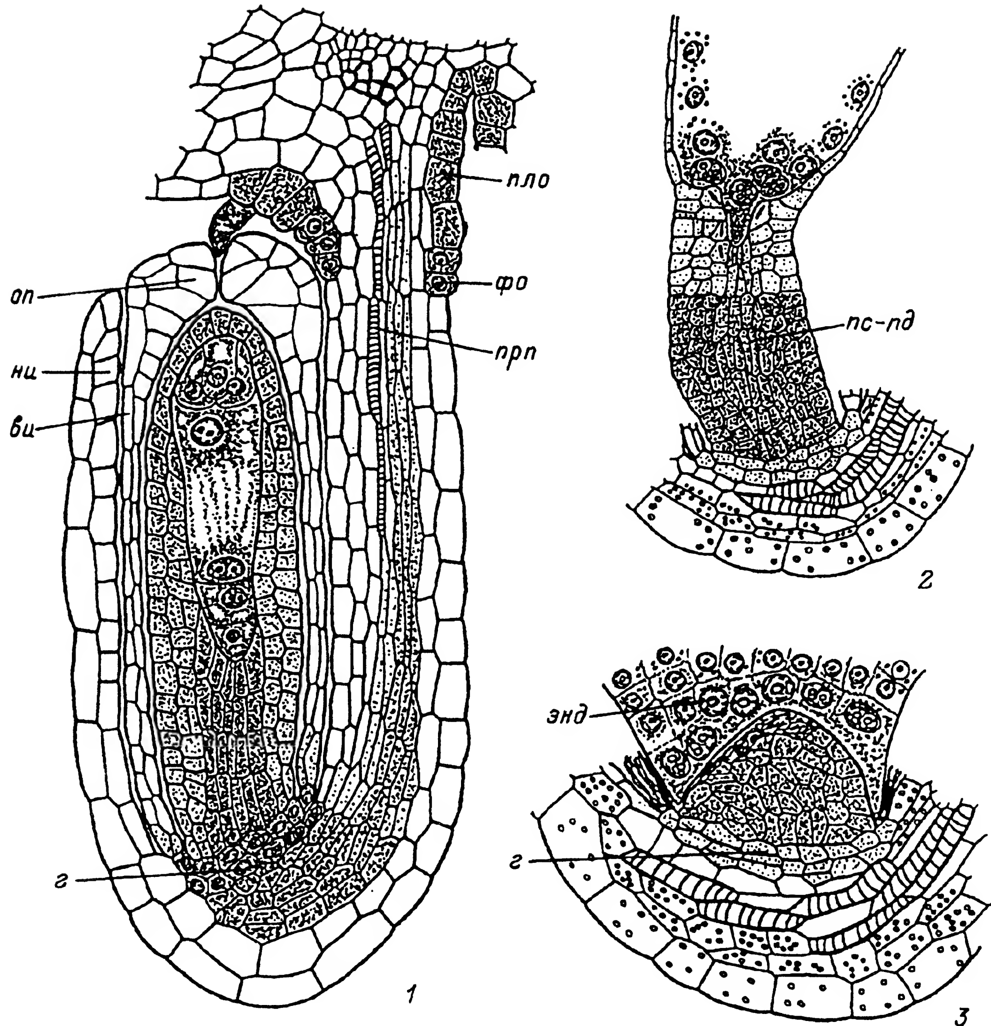


Рис. 11. Формирование постаменто-подиума в семязачатке *Gagea stipitata* (*1—3*).

ни — наружный интегумент, *оп* — оперкулум, *пло* — плацентарный обтуратор, *пс-пд* — постаменто-подиум, *фо* — фуникулярный обтуратор, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2, 4, 9, 10.

за счет наклонных делений терминальных инициалей и их производных (дермальные интегументы), или периклинальных делений субэпидермальных инициалей и их производных (субдермальные интегументы). Одновременно с ними деления клеток отмечаются по всей длине растущего интегумента. Постепенно деления смещаются к его середине (в апикальной части они наблюдаются лишь в случае формирования оперкулума), при этом в базальной части рост интегумента осуществляется преимущественно за счет растяжения клеток.

На основании анализа литературных и собственных данных предлагается классификация способов формирования интегумента (Шамров, 1997в). Она включает 3 типа (дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный), выделенные на основании положения инициалей интегумента в определенном слое примордия семязачатка. В типах различаются вариации на основании комплекса критериев: 1) число инициалей, 2) последовательность их делений и характер заложения клеточных перегородок на

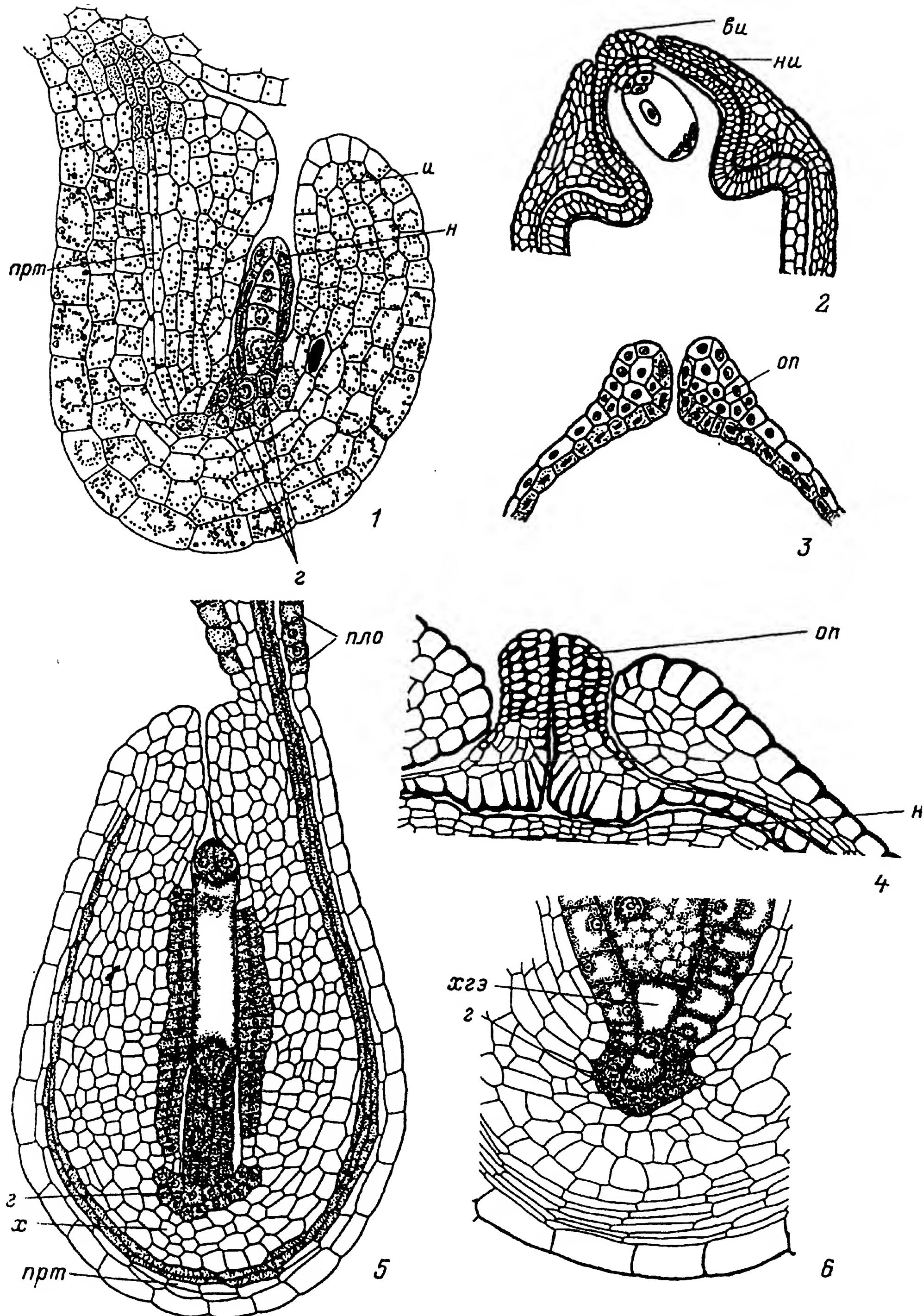
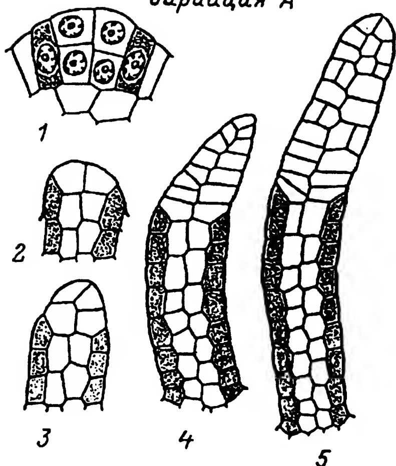
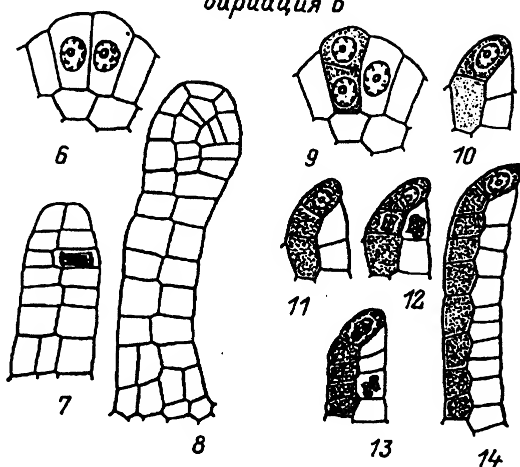


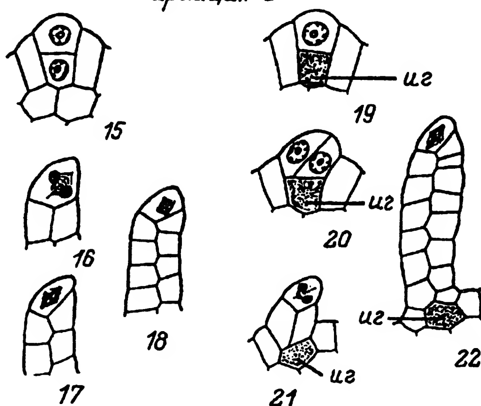
Рис. 12. Особенности строения семязачатка.

1 — унитегмальный, тенуинуцеллятный, мезохалазальный семязачатки с гипостазой, расположенной под тетрадой мегаспор у *Gentiana cruciata*; *2* — микропилярный воротничок у *Triantia fugas*; *3*, *4* — оперкулум у *Gagea stipitata* (*3*) и *Nuphar lutea* (*4*); *5*, *6* — унитегмальный, медионуцеллятный, мезохалазальный семязачатки с интегументальным тапетумом, гипостазой и постаменто-подиумом у *Azorina vidalii*. *н* — нуцеллус, *х* — халаза, *хгэ* — халазальный гаусторий эндосперма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2, 4, 9—11. (*2* — по: Chikkannaiah, 1962; *5*, *6* — по: Шамров, Жинкина, 1994).

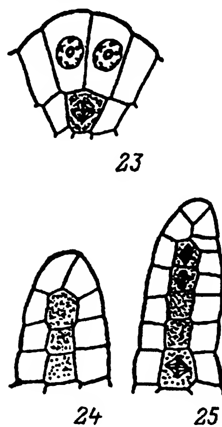
Дермальный тип



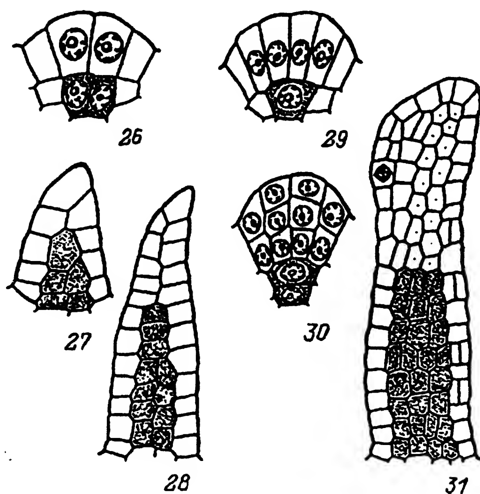




Субдермальный тип



Дермально-субдермальный тип



первых стадиях развития, 3) доля участия инициалей в образовании различных слоев (рис. 13).

Дермальный тип — интегумент формируется за счет эпидермальных инициалей. Вариация А — инициали в 4 слоя; первыми периклинально делятся клетки 2 средних слоев, отделяя терминальные инициали. Производные клеток боковых слоев образуют эпидермальные слои базальной части интегумента, а средних слоев — 2 центральных слоя в базальной части и эпидермальные слои в апикальной части интегумента (внутренний интегумент в сем. *Paeoniaceae* — Шамров, 1997а). Вариация Б — инициали в 2 слоя делятся периклинально, и затем путем многократных поперечных делений формируется 2-слойный интегумент (*Datiscaceae*, *Menispermaceae*, *Polygalaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae* и др.). Увеличение числа слоев и образование многослойного интегумента может происходить за счет периклинальных делений клеток эпидермы (*Lactoridaceae* — Bouman, 1971b; *Gentianaceae*, *Nymphaeaceae*, некоторые *Juncaceae*, *Luzula pedemontana* — Шамров, 1990, 1998; Шамров, Анисимова, 1993а). У другого представителя сем. *Juncaceae* — *Juncus filiformis* (Шамров, Анисимова, 1993б) обнаружены различия в поведении инициалей наружного и внутреннего слоев 2-слойного интегумента: инициаль наружного слоя делится наклонной перегородкой и отделяет терминальную инициальную клетку, а инициаль внутреннего слоя делится периклинально, после чего к наклонному делению приступает терминальная инициальная клетка; наружный слой оказывается длиннее внутреннего, а перегородки между клетками слоев образуют ступенчатый профиль. Вариация В — инициали в 1 слой; каждая клетка делится периклинально, отделяя терминальную инициаль; в нижней клетке происходит продольное деление и интегумент становится 2-слойным в основании; терминальная инициаль многократно делится наклонно (*Gagea stipitata*, *Liliaceae* — Шамров, 1994а, 1999). У некоторых растений первые периклинальные деления инициалей являются дифференцирующими: наружные клетки становятся инициалями интегумента, а внутренние — латеральными инициалями гипостазы; каждая инициальная клетка интегумента наклонной перегородкой отделяет терминальную инициаль, которая многократно делится (*Capsella bursa-pastoris*, *Brassicaceae* — Roth, 1957; *Lilium tigrinum*, *Liliaceae* — Bouman, 1971a; *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1994а).

Субдермальный тип — интегумент возникает за счет субэпидермальных инициалей. Инициали в 1—2 слоя делятся периклинально, а клетки эпидермы — антиклинально (интегумент в унитегмальном и наружный интегумент в битегмальном семязачатке *Brassicaceae*, *Cucurbitaceae*, *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae* и др.). Многослойность интегумента создается за счет периклинальных делений клеток среднего слоя субдермального происхождения либо, реже, клеток наружной (*Cucurbitaceae*) или внутренней (*Magnoliaceae*) эпидермы.

Дермально-субдермальный тип — интегумент формируется за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей. Инициали в 2 слоя; за счет периклинальных делений субэпидермальных инициалей образуется паренхима, а эпидермальных (с отделением терминальных инициальных клеток) — микропилярная (двуслойная, составляющая 1/3) часть интегумента и эпидермальные слои в его средней и халазальной частях (*Ceratophyllaceae*). У *Paeonia lactiflora* эпидермальные инициали располагаются не в 2, а в 3—4 слоя, вследствие чего апикальная часть наружного интегумента более массивная (Шамров, 1997а,б).

Полученные данные подтверждают, по нашему мнению, синангиальное происхождение интегумента. Так, у *P. lactiflora* формирование наружного интегумента характеризуется сочетанием особенностей развития 2 интегументов дермального и субдер-

Рис. 13. Типы и вариации формирования интегумента.

1—5 — *Paeonia lactiflora* (внутренний интегумент); *6—8* — *Nymphaea gigantea* (оба интегумента); *9—14* — *Juncus filiformis* (внутренний интегумент); *15—18* — *Gagea stipitata* (оба интегумента); *19—22* — *Gymnadenia conopsea* (оба интегумента); *23—25* — *Juncus filiformis* (наружный интегумент): *26—28* — *Ceratophyllum demersum* (наружный интегумент), *29—31* — *Paeonia lactiflora* (наружный интегумент). *иг* — инициаль гипостазы. (*6—8* — по: Шамров, Винтер, 1991; *9—14*, *23—25* — по: Шамров, Анисимова, 1993б; *19—22* — по: Шамров, Никитичева, 1992).

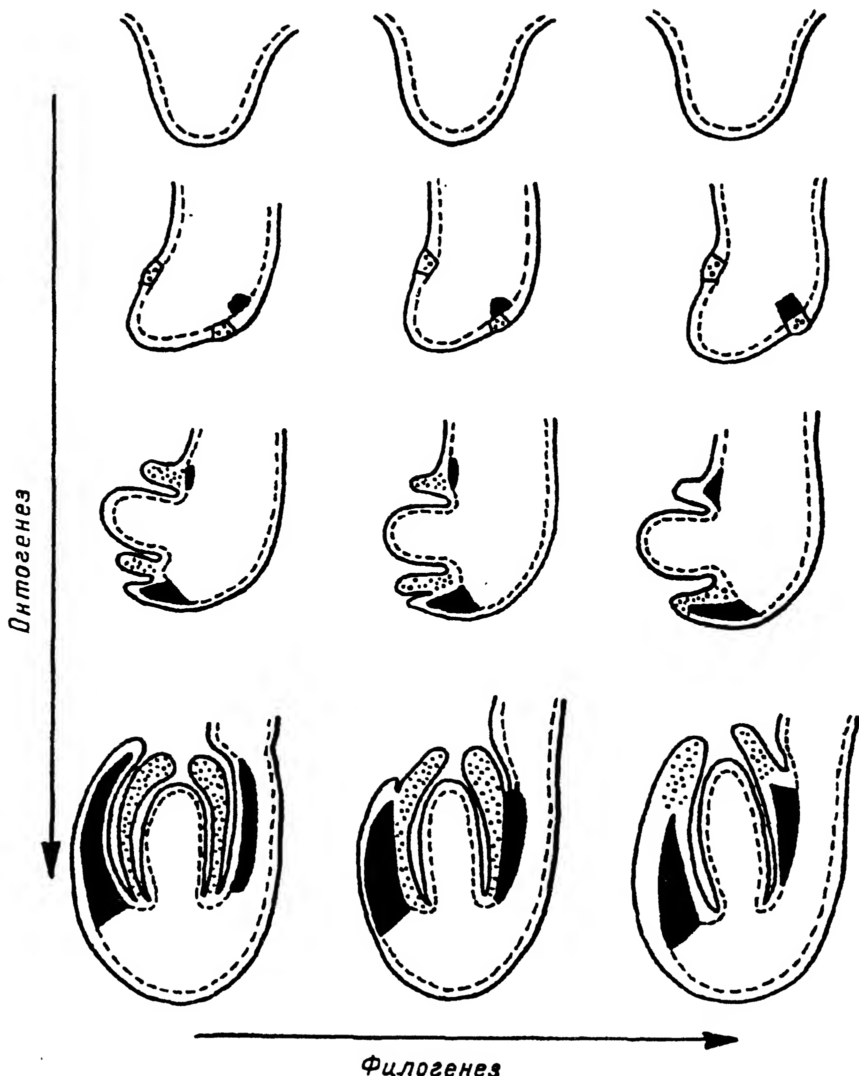


Рис. 14. Один из путей перехода от би- к унитегмальности.

мального происхождения, а внутреннего — 2 интегументов дермального происхождения.

Переход к унитегмальности происходил путем: 1) подавления развития одного из интегументов; 2) конгенитального срастания зачатков 2 интегументов одинакового происхождения; 3) смещения инициалей в постепенной элиминации зачатка внутреннего интегумента эпидермального происхождения при субдермальном происхождении наружного интегумента (Bouman, Calis, 1977) либо зачатка наружного интегумента при дермальном происхождении обоих (Boesewinkel, Bouman, 1991; Boesewinkel, 1992); 4) сближения инициалей 2 интегументов различного происхождения (рис. 14), при этом апикальная часть единственного интегумента стала формироваться за счет эпидермальных инициалей, а средняя и базальная части — за счет субэпидермальных (Шамров, 1994в, 1997б). Постепенное уменьшение числа инициальных слоев, образующих интегумент, связано с общей редукцией числа слоев в интегументе и становлением 2-слойных дермального происхождения интегументов.

Халаза — базальная область семязачатка, в которой объединяются в одну структуру основания нуцеллуса, интегументов и фуникулуса. Термин предложил G. Treviranus (1805).

K. Periasamy (1962) выделил 3 типа халазы: нормальная халаза (составляет небольшую часть семязачатка и семени, принимает незначительное участие в построении семенной кожуры); массивная халаза, или пахихалаза (по: Corner, 1976) (составляет бóльшую часть семени и семенной кожуры); перихалаза (по: Corner, 1949) (составляет значительную часть семени и семенной кожуры и образуется за счет интеркалярного роста в рафальной и антирафальной областях).

Нами предлагается иная классификация типов халазы на основе следующих критериев: 1) положение в примордии семязачатка и относительные размеры халазы по сравнению с другими структурами семязачатка, 2) особенности ее васкуляризации, 3) степень ее участия в построении семенной кожуры. Типы халазы: пахихалаза (греч. pachys — массивный), мезохалаза (греч. mesos — средний; нормальная халаза, по: Periasamy, 1962), перихалаза (греч. pery — вокруг, около), лептохалаза (греч. leptos — тонкий) (Шамров, 1994д, 1997а) (рис. 15 и 16).

Пахихалаза обнаружена у таксонов различных уровней системы цветковых растений. На основании принципа пространственно-временнóй координации в развитии структур семязачатка предлагаем различать 3 вариации пахихалазы. Типовая вариация — халаза с самого начала занимает основную часть семязачатка и окончательно формируется в зрелом семени (*Cannaceae*, *Rhizophoraceae*, *Tropaeolaceae*). Халаза может возникать ниже места прикрепления либо только внутреннего интегумента (эндопахихалаза у *Rhizophoraceae* — термин предложен Boesewinkel, Bouman (1984)), либо наружного (экзохалаза у *Nelumbonaceae* — термин предложен Шамровым (1994в)). Ювенильная вариация (лат. juvenilius — молодой) — халаза начинает развиваться, как и в случае типовой вариации; однако еще до оплодотворения (*Ceratophyllaceae*) или сразу же после оплодотворения (*Scheuchzeriaceae*, некоторые *Santalaceae*) более массивной становится микропилярная часть семени. Матурная вариация (лат. maturus — зрелый) — массивность халазы создается после оплодотворения за счет интеркалярного роста ниже места прикрепления интегументов (некоторые *Lauraceae*, *Myristicaceae*). Фуникулярный проводящий пучок обычно образует сеть постхалазальных пучков. Производные пахихалазы составляют основную часть семенной кожуры.

Мезохалаза обнаружена в семязачатках большинства цветковых растений. В этом случае халаза занимает меньшую часть формирующегося семязачатка и семени и принимает незначительное участие в образовании семенной кожуры. Проводящий пучок, как правило, заканчивается в халазе.

Перихалаза характеризуется однонаправленным ростом халазы в области рафе и антирафе. Наблюдается ответвление постхалазального пучка в интегумент. Семенная кожура формируется преимущественно за счет клеток интегумента (*Annonaceae*, *Monimiaceae*, *Vitaceae*, некоторые *Lauraceae*).

Лептохалаза характерна для тенуинуцеллятных семязачатков ряда таксонов верхнего уровня системы цветковых растений (*Begoniaceae*, *Gesneriaceae*, *Orchidaceae* и др.). Она представлена небольшой группой клеток, разрушающихся в процессе развития семени. Прокамбиальные клетки, формирующиеся в фуникулусе, в халазе отсутствуют.

Фуникулус — структура, с помощью которой семязачаток прикрепляется к плаценте. Термин был предложен Mirbel (1829). Классификация семязачатков в зависимости от степени развития фуникулуса включает 3 типа: *фуникулярные* (семязачаток с фуникулусом — характерен для многих таксонов), *афуникулярные* (фуникулус как структура отсутствует — *Ceratophyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Poaceae*) и *сессильные* (лат. sessilis — сидячий, прикрепленный основанием к чему-либо; фуникулус не выражен и семязачаток прикрепляется к плаценте базальной частью рафе — *Campanulaceae*, *Juncaceae*, *Paeoniaceae*) (Шамров, 1994е) (рис. 17, *1—6*). Следует отметить, что И. А. Корчагина (1969) дает более широкое понимание сидячих

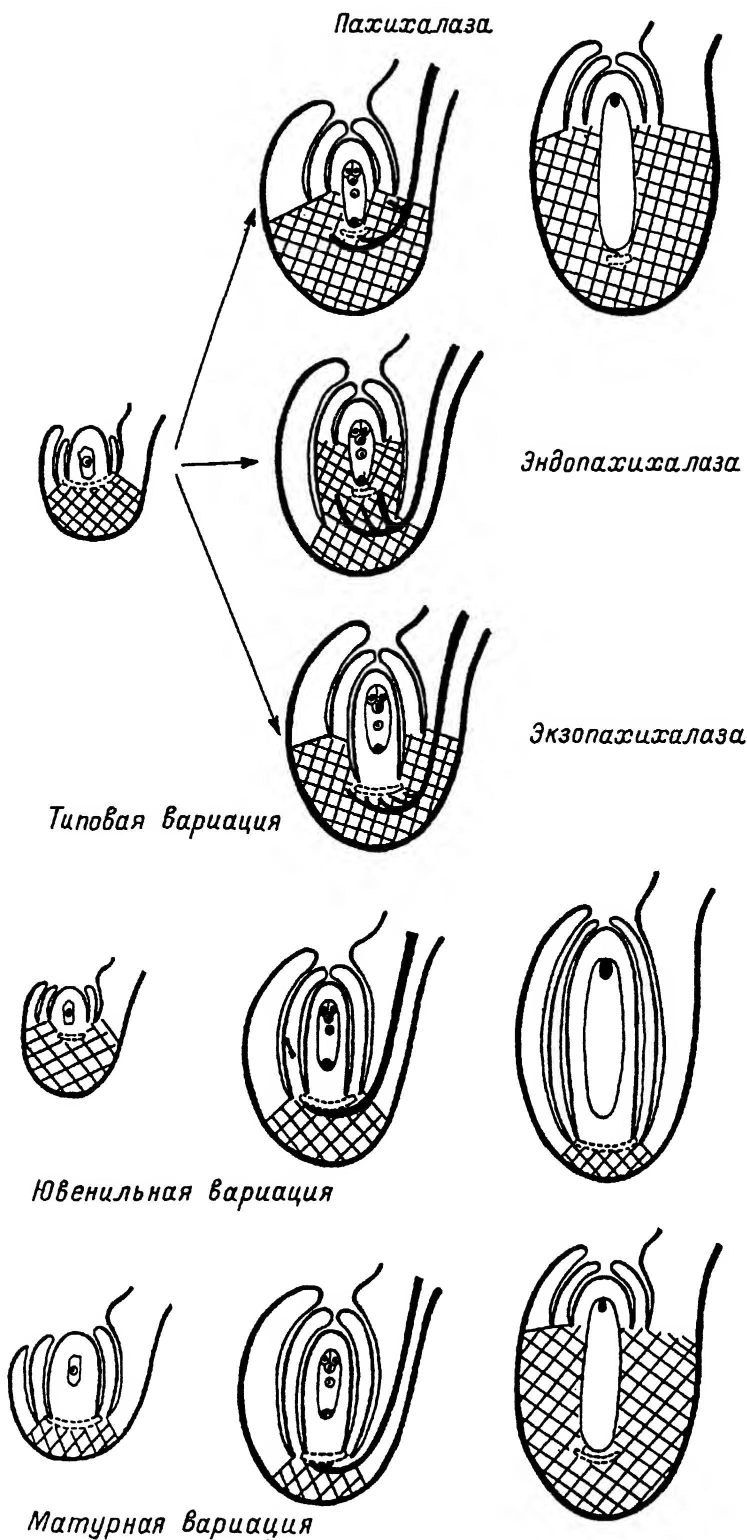
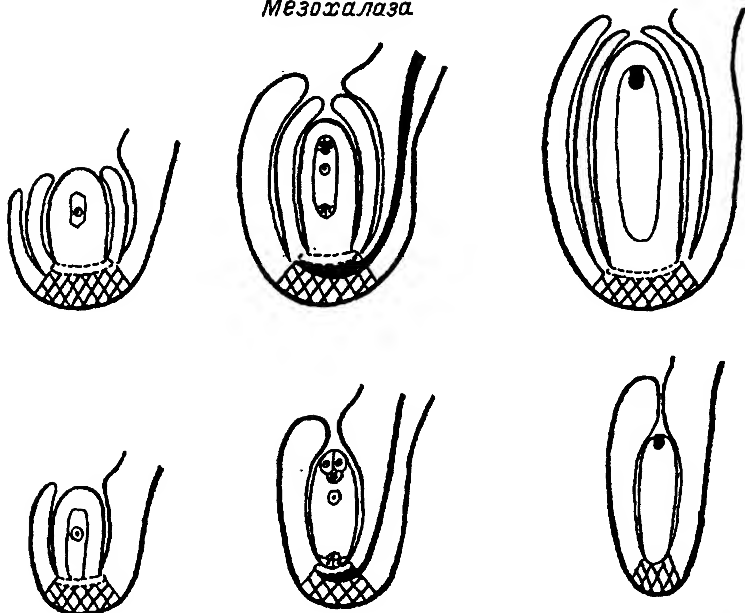
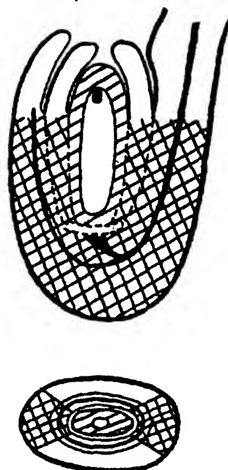


Рис. 15. Типы халазы семязачатка: пахихалаза и ее вариации.





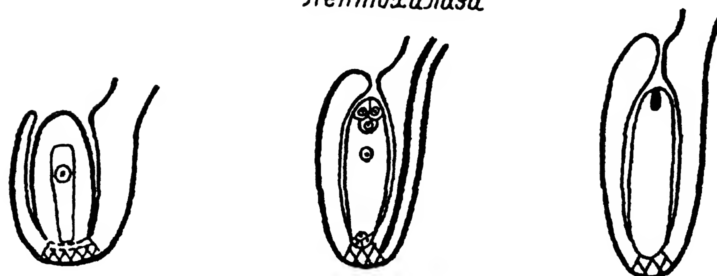
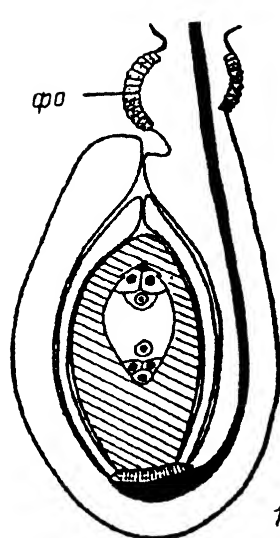
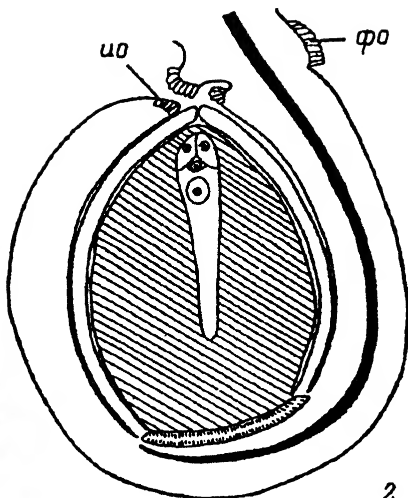
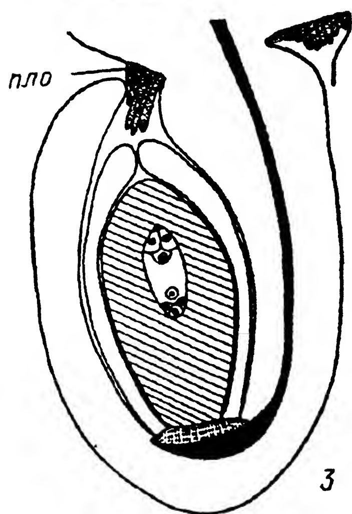
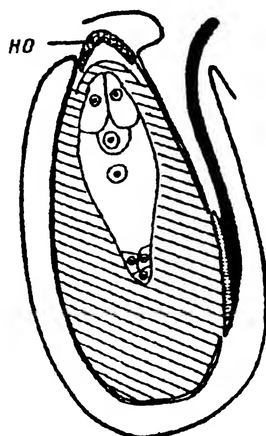


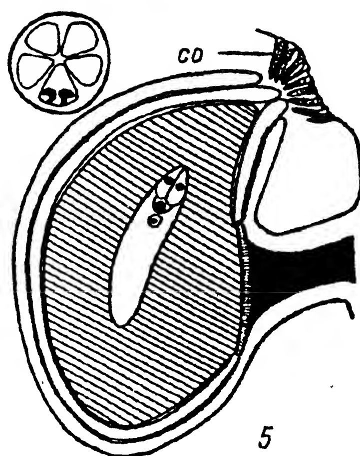
Рис. 16. Типы халазы семязачатка.

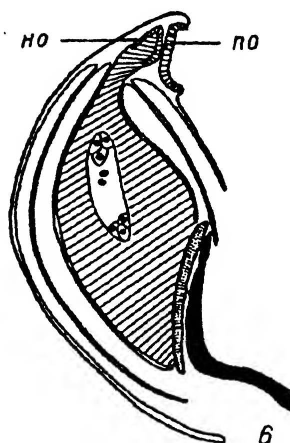

фо
1


ио
фо
2


пло
3


но
4


со
5


но
по
6

семязачатков и объединяет афуникулярные и сессильные семязачатки в общую группу.

Обтуратор — ткань секреторного типа, представленная эпидермальными удлиненными клетками завязи или семязачатка, которые растут в направлении микропиле и часто закрывают вход в него. Термин предложил H. Baillon (1858).

М. И. Савченко (1973) выделяет следующие типы обтураторов: фуникулярный, интегументальный, плацентарный и плодолистиковый. Т. Д. Веселова (1989, 1991) различает еще нуцеллярный и септальный обтураторы. На основании имеющихся данных предлагаем различать 2 основных типа обтураторов, имеющих разное происхождение: *овулярные* (лат. ovulum — семязачаток) и *овариумные* (лат. ovarium — завязь). Термин «плодолистиковый обтуратор» не совсем точно отражает происхождение обтуратора; поскольку в данном случае он возникает из эпидермальных клеток стенки завязи, его, по нашему мнению, следует называть париетальным (лат. parietis — стенка). В зависимости от положения обтураторов в семязачатке или завязи выделяются вариации: в овулярном типе — интегументальный (*Araceae*, *Nymphaeaceae*), фуникулярный (большинство таксонов) и нуцеллярный (*Nyctaginaceae*, *Polygonaceae*, *Trapaceae*); в овариумном типе — плацентарный (*Alliaceae*, *Liliaceae*), париетальный (*Rosaceae*, *Thymelaeaceae*) и септальный (*Caryophyllaceae*) обтураторы. Существуют также обтураторы промежуточного, овулярно-овариумного типа, которые формируются из клеток как семязачатка, так и завязи (рис. 17, *1*—*6*). Установлено, что в фуникулярных семязачатках обтуратор обычно является овулярным, а в сессильных и афуникулярных — овариумным (Шамров, 1994г).

Заключение

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием по форме, особенностям развития и строения. На основании проведенного исследования и анализа литературных данных нами были сформулированы принципы организации и типизации, с помощью которых можно объяснить разнообразие имеющихся типов семязачатка и его структур.

Исходя из принципов организации семязачатка, каждая его структура характеризуется своеобразными чертами, имеет свой генезис и выполняет только присущие ей функции. Однако морфологическое выражение структур является таксоноспецифичным и отражает определенные направления эволюции как самой структуры, так и семязачатка, сложной координированной системы. На примере различных структур можно выявить основные принципы их типизации. Нуцеллус: число инициальных и дефинитивных слоев клеток и время их существования; халаза: пространственно-временна́я координация структур в ходе развития и особенности их специализации; интегумент: положение, соотношение и особенности развития инициальных клеток; фуникулус: степень морфологической выраженности; обтуратор: происхождение и положение; различные специализированные структуры: морфологическая вариабельность, число слоев, специализация клеток и время существования — гипостаза, подиум, постамент, париетальная ткань, нуцеллярный колпачок, эпистаза, интегументальный тапетум, оперкулум, микропилярный воротничок.

Различия в степени выраженности структур выделенных типов семязачатка свидетельствуют о том, что наблюдаемые онтогенетические преобразования могли

Рис. 17. Типы и вариации обтуратора и типы семязачатка по развитию и строению фуникулуса.

1, *2*, *4* — овулярный тип обтуратора: *1* — фуникулярный обтуратор у *Ribes aureum*, *2* — фуникулярный и интегументальный обтураторы у *Victoria amazonica*, *4* — нуцеллярный обтуратор у *Boerhaavia repanda*; *3*, *5* — овариумный тип обтуратора: *3* — плацентарный обтуратор у *Luzula pedemontana*, *5* — септальный обтуратор у *Lychnis coronaria*; *6* — овулярно-овариумный тип обтуратора: нуцеллярный и париетальный обтураторы у *Melanthesa rhamnoides*. Семязачатки: *1*, *2*, *4*, *5* — фуникулярные, *3* — сессильный, *6* — афуникулярный. Обтураторы: *ио* — интегументальный, *но* — нуцеллярный, *пло* — плацентарный, *по* — париетальный, *со* — септальный, *фо* — фуникулярный. (*2* — по: Шамров, Винтер, 1991; *3* — по: Шамров, Анисимова, 1993а; *4* — по: Bhargava, 1932, с изменениями; *5* — по: Веселова, 1991, с изменениями; *6* — по: Singh, 1968, с изменениями).

возникнуть в ходе эволюции семязачатка. Данные о строении анцестрального семязачатка крайне малочисленны. Палеоботанические исследования свидетельствуют о том, что первичные семязачатки семенных растений состояли из массивного мегаспорангия и интегумента, сначала лопастного, а затем цельного. Мегаспорангий был свободен от интегумента (Andrews, 1963; DiMichelle et al., 1989, и др.). Халаза семязачатка была слабо развитой и состояла лишь из производных интегумента.

По мнению многих авторов (Stopes, 1905; Walton, 1949; Stebbins, 1974; Тахтаджян, 1980; Красилов, 1989, и др.), из 2 покровов семязачатка цветковых растений лишь внутренний является настоящим интегументом, соответствующим единственному интегументу голосеменных. Наружный интегумент покрытосеменных имеет не спорангиальное, а листовое происхождение. Он произошел из купулы — особого покрова, окружающего семязачаток семенных растений. Существует иная точка зрения (Meeuse, 1963, 1964; Meeuse, Bouman, 1974), согласно которой наружный интегумент семязачатка цветковых растений является гомологом первичного интегумента саговниковых из голосеменных. Внутренний интегумент, располагающийся между нуцеллусом и наружным интегументом, появился позже наружного и мог возникнуть либо de novo, либо в результате преобразований части уже существующего мегаспорангия или интегумента. Однако, несмотря на дискуссионность вопроса о природе второго интегумента семязачатка, появление битегмальных семязачатков считается вторичным признаком. Таким образом, первичные семязачатки цветковых растений могли быть крассинуцеллятными, лептохалазальными, уни- и битегмальными.

Постепенное объединение оснований нуцеллуса и интегумента приводило к возникновению мезохалазальных семязачатков. Унитегмальные крассинуцеллятные семязачатки могли трансформироваться в семязачатки, присущие представителям таких семейств, как *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, у которых до сих пор обнаруживается неполное срастание оснований нуцеллуса и интегумента (рис. 18, *3*, *4*).

Первичные битегмальные крассинуцеллятные семязачатки (рис. 18, *1*) могли дать начало многим семязачаткам двудольных и однодольных растений (рис. 18, *2*). Битегмальные, типичные крассинуцеллятные, мезохалазальные семязачатки характерны, например, для *Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Juncaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, некоторых *Lauraceae*. В дальнейшем семязачатки подобного строения могли трансформироваться в семязачатки других типов, что отразилось в специфике эволюционных преобразований отдельных их структур. Увеличение степени срастания нуцеллуса и интегументов привело к возникновению крассинуцеллятных (как типичных, так и компликатных) пахихалазальных семязачатков — *Ceratophyllaceae*, *Nelumbonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, некоторые *Lauraceae*, *Myristicaceae* (рис. 18, *5*). Уменьшение числа слоев во всех областях нуцеллуса дало начало крассинуцеллятным (редуцированным) мезохалазальным семязачаткам (некоторые *Alliaceae*, *Hemerocallidaceae*) (рис. 18, *7*).

Однако основные направления дальнейшей эволюции семязачатка были связаны с появлением медио- и тенуинуцеллятных семязачатков. При этом двудольные и однодольные растения, вероятно, характеризовались самостоятельными линиями развития. Линия семязачатков двудольных растений шла от битегмальных, типичных крассинуцеллятных, мезохалазальных семязачатков к унитегмальным, медионуцеллятным (аподермальная вариация), мезохалазальным семязачаткам, характеризующимся почти полным исчезновением нуцеллуса до оплодотворения, что коррелировало с формированием интегументального тапетума (*Alangiaceae*, *Cornaceae*, *Davidiaceae*, некоторые *Araliaceae*) (рис. 18, *10*, *11*). Постепенно это могло привести к возникновению унитегмальных, медионуцеллятных (перманентная вариация), мезохалазальных семязачатков (например, *Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae*) (рис. 18, *12*, *16*), унитегмальных, типичных тенуинуцеллятных, мезохалазальных (например, *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Lamiaceae*) (рис. 18, *14*) и лептохалазальных (например, *Gesneriaceae*) (рис. 18, *13*), а также тенуинуцеллятных (редуцированных), пахихалазальных се-

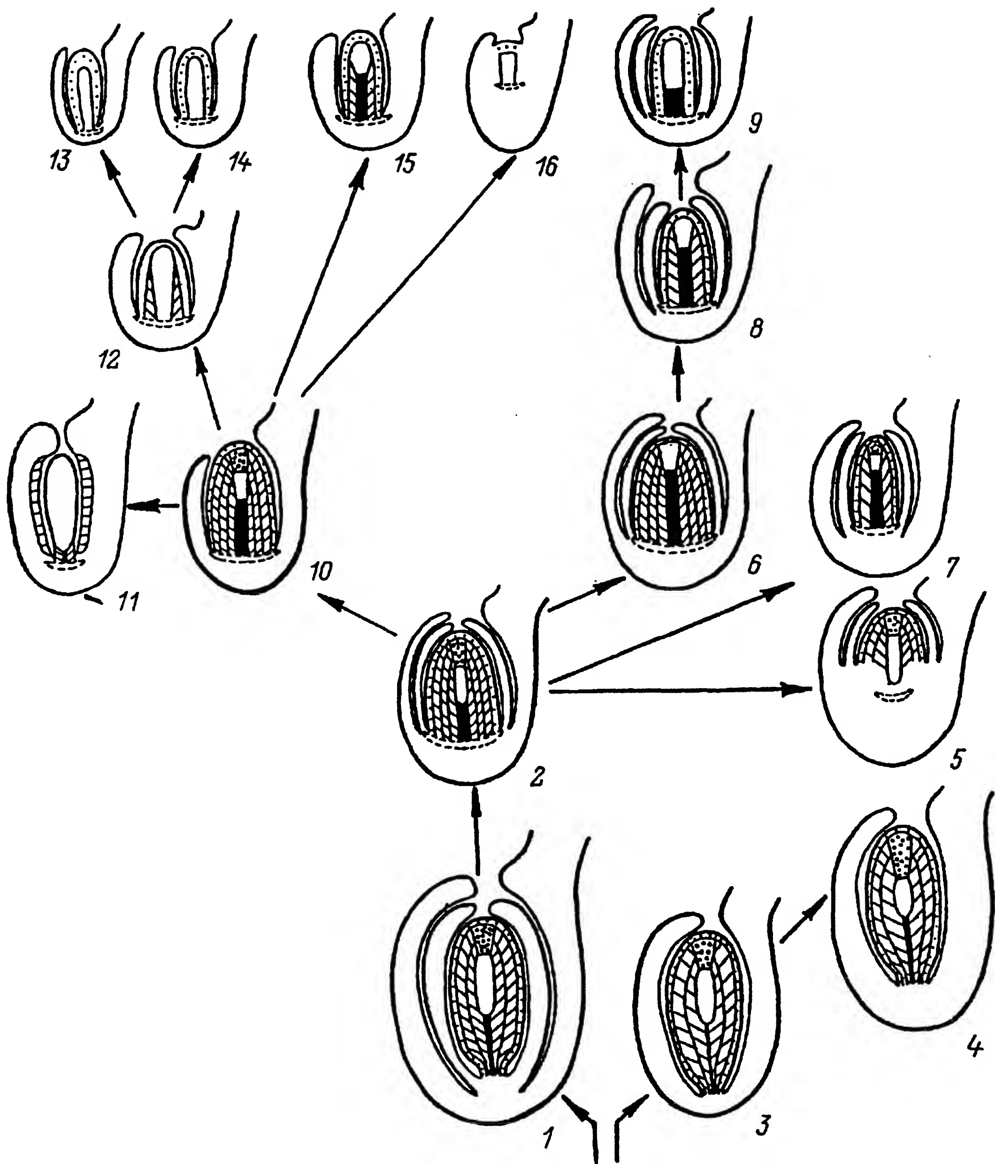


Рис. 18. Возможные направления эволюции семязачатка цветковых растений. Объяснение в тексте.

мязачатков (*Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Santalaceae*, *Theligoniaceae*) (рис. 18, *15*).

Линия развития семязачатков однодольных растений, вероятно, проходила через битегмальные, мезохалазальные, медионуцеллятные (синдермальная вариация, многослойная субвариация) семязачатки, характеризующиеся многослойными латеральной и базальной областями нуцеллуса (рис. 18, *6*). При этом происходила постепенная редукция апикальной области (париетальной ткани) нуцеллуса. Следует отметить, что этот процесс отмечается в ходе развития семязачатка у некоторых однодольных и ряда двудольных растений, располагающихся в основании системы цветковых растений: семязачатки, крассинуцеллятные на первых этапах развития, постепенно стано-

вятся вторично медионуцеллятными за счет исчезновения париетальной ткани еще в период формирования зародышевого мешка (*Agavaceae*, *Butomaceae*, *Cabombaceae*, *Costaceae*, *Musaceae*, *Marantaceae*, *Nymphaeaceae*, *Saururaceae*, *Zingiberaceae*). В некоторых семействах однодольных растений (*Asparagaceae*, *Bromeliaceae*, *Hydrocharitaceae*) отмечены как крассинуцеллятные, так и медионуцеллятные семязачатки.

В ходе дальнейшей редукции как нуцеллуса, так и халазы возникли мезохалазальные, медионуцеллятные семязачатки, характеризующиеся однослойными латеральной и базальной областями (например, *Araceae*, *Velloziaceae*) (рис. 18, *8*), а в последующем — лептохалазальные, медионуцеллятные семязачатки, в которых топографически выражена только однослойная базальная область (некоторые *Orchidaceae*) (рис. 18, *9*).

Таким образом, процесс эволюции семязачатка цветковых растений сопровождался преобразованием как семязачатка в целом, так и его отдельных структур. Эволюция семязачатка от красси- к тенуинуцеллятному осуществлялась через серию медионуцеллятных семязачатков и сопровождалась постепенной редукцией нуцеллуса, вероятно, сначала апикальной области, а затем латеральной и базальной областей. Это приводило постепенно к сокращению пути поступления веществ в зародышевый мешок. Время функционирования нуцеллуса смещалось на более ранние стадии развития. В ходе эволюции наблюдался постепенный переход от би- к унитегмальности, при этом интегумент постепенно стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что коррелировало с редукцией нуцеллуса. У ряда высокоспециализированных таксонов это сопровождалось не только редукцией нуцеллуса, но и разрастанием халазы и становлением пахихалазального семязачатка. Эволюционные преобразования халазы происходили сначала, вероятно, в направлении увеличения ее массивности и формирования мезо- и пахихалазы по мере объединения оснований интегумента и нуцеллуса. В дальнейшем в связи с общей редукцией семязачатка на базе мезохалазальных возникли лептохалазальные семязачатки.

О самостоятельности путей эволюции семязачатков однодольных и двудольных растений свидетельствует ряд следующих фактов. Среди однодольных наряду с крассинуцеллятными большее распространение получили медионуцеллятные семязачатки. Типичные тенуинуцеллятные семязачатки отсутствуют. Кроме того, однодольным присущи преимущественно битегмальные семязачатки. Процесс эволюции семязачатка однодольных сопровождался не полным исчезновением структур, а лишь уменьшением их массивности. Интегументы у многих таксонов состоят только из 2 слоев, при этом интегументальный тапетум обычно не дифференцируется. У однодольных также практически отсутствуют таксоны с целлюлярным типом эндосперма. На специфику эволюции семязачатка однодольных ранее указывали R. Kapil, A. Bhatnagar (1991).

Процесс эволюции семязачатка сопровождался появлением специфических структур. Как считает большинство исследователей, формирование и морфологическое разнообразие таких структур, как фуникулус, обтуратор, нуцеллярный колпачок, обусловлено, вероятно, особенностями экологии опыления. Нуцеллярный колпачок, преобразующийся в эпистазу, оперкулум, а также ряд особенностей зрелого семени (форма, размеры зародыша и степень его дифференциации, характер и место локализации запасных веществ, строение семенной кожуры) в большей степени обусловлены спецификой диссеминации и особенностями прорастания.

Автор выражает глубокую благодарность Т. Б. Батыгиной и О. П. Камелиной за просмотр рукописи и ценные замечания по различным разделам статьи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 99-04-48002, 98-04-49884 и 96-15-97918).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Морфогенетические резервы репродуктивных структур (тотипотентность и детерминированность) // Тез. докл. III съезда ВОФР. СПб., 1993. С. 65.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Новый подход к трактовке структур базальной области семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Отв. ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 1994а. Т. 1. С. 166—167.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Гипостаза // Там же. 1994б. С. 168—169.

Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А. О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега // Проблемы ботаники. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 288—298.

Веселова Т. Д. Эмбриологическое исследование *Lychnis coronaria* (L.) Desr. (*Caryophyllaceae*). Деп. ВИНИТИ, № 2003—В89. М., 1989. 16 с.

Веселова Т. Д. О морфологической природе обтуратора у гвоздичных // Биол. науки. 1991. № 2. С. 93—103.

Веселова Т. Д., Гревцова Н. А., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М. Некоторые дополнения к типологии эмбриональных структур покрытосеменных // Биология, экология, биотехнология и почвоведение. М., 1994. С. 21—31.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 102 с.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1991. 80 с.

Кордюм Е. А. Особенности раннего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. 1968. Т. 2. № 5. С. 415—428.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Корчагина И. А. Попытка классификации морфологических типов семезачатков покрытосеменных // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 10. С. 1513—1530.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Никитичева З. И., Терехин Э. С. Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 690—700.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.

Тахтаджян А. Л. Семязачаток // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.

Терехин Э. С. Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 52—54.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.

Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16—24.

Терзийски Д. П. Сравнительное эмбриологическое изучение некоторых представителей *Papilionaceae* Gis.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 23 с.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994а. 36 с.

Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Отв. ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 1994б. Т. 1. С. 132—134.

Шамров И. И. Интегумент // Там же. 1994в. С. 150—153.

Шамров И. И. Обтуратор // Там же. 1994г. С. 161—162.

Шамров И. И. Халаза // Там же. 1994д. С. 163—165.

Шамров И. И. Фуникулус // Там же. 1994е. С. 165—166.

Шамров И. И. Подиум // Там же. 1994ж. С. 169—170.

Шамров И. И. Постамент // Там же. 1994з. С. 171—172.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: структурные и эволюционные аспекты // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997в. С. 372—373.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 13—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистохимическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Andrews H. N. Early seed plants // Sci. 1963. Vol. 142. P. 925—931.

Asplund E. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen // Kgl. Sv. Vetenskapsakad. Handl. 1920. Bd 61. N 3. S. 3—66.

Baillon H. E. Etude général du groupe des Euphorbiacées. Paris, 1858. 684 p.

Batygina T. B. Totipotency of ovule and seed cells in reproductive system of Angiosperms // Abstr. XV Intern. bot. congr. (Yokohama, Japan). Yokohama, 1993. P. 362.

Batygina T. B., Shamrov I. I. A new approach to the investigation of hypostase in the ovule of flowering plants // Abstr. 13th Intern. congr. on sexual plant reproduction. Vienna (Austria), 1994. P. 11.

Bhargava H. R. Contribution to the morphology of *Boerhaavia repanda* // J. Indian Bot. Soc. 1932. Vol. 11. N 4. P. 303—326.

Bocquet G. The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 3. P. 222—227.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. I. *Ruta*, *Xanthoxylum*, and *Skimmia* // Acta Bot. Neerl. 1977. Vol. 26. N 3. P. 193—211.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. III. Some representatives of the *Aurantioideae* // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 5-6. P. 341—354.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 1. P. 17—32.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and seed coat in the *Rutales—Geraniales* assembly. Ph. D. Thesis. Amsterdam, 1981. 111 p.

Boesewinkel F. D. Ovule and seed structure in *Datiscaceae* // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. N 4. P. 419—429.

Boesewinkel F. D. Ovule and seed development of *Tovaria pendula* Ruiz. et Pavon // Bot. Jahrb. Syst. 1990. Bd 111. H. 3. S. 389—401.

Boesewinkel F. D. The transition from bi- to unitegmy in *Impatiens* (*Balsaminaceae*) // Proc. XI Intern. symp. «Embryology and seed reproduction» (Leningrad, 1990). St. Petersburg, 1992. P. 82—83.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed structure // Embryology of Angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo, 1984. 602 p.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The development of bi- and unitegmic ovules and seeds in *Impatiens* (*Balsaminaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. N 1. S. 87—104.

Bor J., Bouman F. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum* // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. N 3-4. P. 280—296.

Bor J., Kapil R. N. *Euphorbia geniculata* ovule to seed // Acta Bot. Neerl. 1975. Vol. 24. N 3-4. P. 257—268.

Bouman F. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. I. *Lactoridaceae* // Acta Bot. Neerl. 1971a. Vol. 20. N 6. P. 565—569.

Bouman F. The application of integumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1971b. Bd 74. N 3-4. S. 169—177.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms. Naarden, 1974. 179 p.

Bouman F. Integument initiation and testa development in some *Cruciferae* // Bot. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 70. N 3. P. 213—229.

Bouman F. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. V. *Nigella damascena* L. // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 3. P. 175—182.

Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms / Ed. by Johri B. M. Berlin ets., 1984. P. 123—157.

Bouman F., Boesewinkel F. D. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. N 2-3. S. 255—270.

Bouman F., Calis J. I. M. Integumentary shifting — A third way to unitegmy // Ber. Dtsch Bot. Ges. 1977. Bd 90. N 1-2. S. 15—28.

Brown R. Sur la structure de l'ovule antérieurement à l'imprégnation dans les plantes phanérogames et sur la fleur femelle des Cycadées et des Coniféres // Ann. Sci. Nat. Bot. 1826. T. 7. P. 211—244.

Brunkener L. Spore-producing and apical meristems in vascular plants — A comparison // Bot. Notis. 1977. Vol. 130. N 2. P. 189—202.

Chikkannaiah P. S. Embryological studies in *Commelinaceae* // Plant embryology. A symposium. CSIR. New Delhi, 1962. P. 23—36.

Corner E. J. H. The Annonaceous seed and its four integuments // New Phytologist. 1949. Vol. 48. N 3. P. 333—364.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge; London; New York; Melbourne, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Dahlgren K. V. O. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen // Jahrb. Wiss. Bot. 1927. Bd 67. N 2. S. 374—426.

Dahlgren K. V. O. Postamentbildungen in den Embryosäcken der Angiospermen // Bot. Notiser. 1940. H. 4. S. 347—369.

Dahlgren R. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. N 2. P. 91—124.

Davis G. L. Systematic embryology of angiosperms. New York; London; Sidney, 1966. 528 p.

DiMichelle W. A., Davis J. I., Olmstead R. G. Origins of heterospory and the seed habit: the role of heterochrony // Taxon. 1989. Vol. 38. N 1. P. 1—11.

Foster A. S. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* // Bull. Torrey Bot. Club. 1938. Vol. 65. P. 531—556.

Gifford E. M., Corson G. E. I. The shoot apex in seed plants // Bot. Rev. 1971. Vol. 37. N 2. P. 143—229.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. 460 S.

Grootjen C. J., Bouman F. Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. 1988. Vol. 61. N 3. P. 363—371.

Guttenberg H. Grundzüge der Histogenese der höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Berlin—Nikolassee, 1960. 315 S.

Kapil R. N., Bhandari N. N. Morphology and embryology of *Magnolia* Dill. ex Linn. // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1964. Vol. 30. N 5-6. P. 245—262.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. H. 2-3. S. 309—338.

Khaleel T. F., Siemsen D. Cytoembryology of *Amaryllis* hybrids // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 3. P. 839—847.

Maheshwari P. An introduction to the embryology of Angiosperms. New York, 1950. 453 p.

Meeuse A. D. From ovule to ovary: a contribution to the phylogeny of the megasporangium // Acta Biotheor. 1963. Vol. 16. N 2. P. 127—182.

Meeuse A. D. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule — a re-appraisal of the so-called pseudo-monomerous ovary // Acta Bot. Neerl. 1964. Vol. 13. N 1. P. 97—112.

Meeuse A. D., Bouman F. The inner integument — its probable origin and homology // Acta Bot. Neerl. 1974. Vol. 23. N 3. P. 237—249.

Mignotte J., Vallade J., Bugnon F. Apex caulinaires végétatifs à proméristème supère ou infère: Quelques variantes principales chez les plantes vasculaires // Bull. Soc. Bot. Fr. Lett. Bot. 1989. T. 136. N 3. P. 213—224.

Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Norstog K. Nucellus during embryogeny in barley: fine structure // Bot. Gaz. 1974. Vol. 135. N 2. P. 97—103.

Periasamy K. The ruminate endosperm: development and types of rumunation // Plant embryology. A symposium. CSIR. New Dehli, 1962. P. 62—74.

Popham R. A., Chan A. P. Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey // Amer. J. Bot. 1952. Vol. 37. N 6. P. 476—484.
Roth I. Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* und ihre morphologische Bedeutung // Flora. 1957. Bd 145. H. 1-2. S. 212—235.
Rudall P. J. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics // Bot. Rev. 1997. Vol. 63. N 2. P. 140—181.
Satina S. Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development und structure of the ovule // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 32. N 1. P. 72—81.
Schmitz F. Die Blüten-Entwicklung der Piperaceen // Hanstein Bot. Abh. 1872. Bd 2. S. 1—74.
Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 S.
Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3-4. P. 213—229.
Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Intern. symp. «Embryology and seed reproduction» (Leningrad, 1990). St. Petersburg, 1992. P. 501—502.
Shamrov I. I. Ovule development and significance of its features for *Gentianaceae* systematics // Opera Bot. Belg. 1996a. Vol. 7. P. 113—118.
Shamrov I. I. Classification of ovules based on development and structure of the nucellus // Abstr. 14th Intern. congr. on sexual plant reproduction. (Lorne, Victoria, Australia). Lorne, 1996b. P. 47.
Shamrov I. I. Nucellus typification and ovule classification // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2-4. P. 1—10.
Shamrov I. I., Anisimova G. M., Lakshmi Sita G., Batygina T. B. The peculiarity of ovule development in *Santalum album* (*Santalaceae*) // Abstr. XII Intern. symp. (Columbus, USA). Columbus, 1992. P. 63.
Singh R. P. Structure and development of seeds in *Euphorbiaceae*: *Melanthesa rhamnoides* Wt. // Beitr. Biol. Pflanz. 1968. Bd 45. H. 1. S. 127—133.
Souèges R. Les lois du développement. Paris, 1937. 94 p.
Stebbins G. L. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge, Mass., 1974. 380 p.
Stopes M. On the double nature of the cycadean integument // Ann. Bot. 1905. Vol. 19. N 13. P. 561—566.
Szujko-Lacza J. Hypostase, embryonic sac and endosperm in *Anethum graveolens* L., and in various families // Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 1978. Vol. 29. N 3. P. 255—271.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.
Tilton V. R. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and notes on other types of moditications in the chalaza of angiosperms ovules // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 19. P. 2059—2066.
Titova G. E., Zakharova A. A., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyly // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2-4. P. 45—57.
Tobe H., Raven P. H. The histogenesis and evolution of integuments in *Onagraceae* // Ann. Mo. Bot. Gard. 1985. Vol. 72. N 3. P. 451—468.
Treviranus G. R. Biologie oder Phylosophie der lebenden Natur. Göttingen, 1805. Bd 3. 226 S.
Van Tieghem Ph. Structure des quelques ovules et parti qu'on peut pour améliorer la classification // J. Bot. France. 1898. T. 12. N 13-14. P. 197—220.
Van Tieghem Ph. L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables // Bull. Mus. Hist. Nat. 1901. T. 7. N 8. P. 412—418.
Van Tieghem Ph. Sur l'hypostase // Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 8. 1903. T. 17. P. 347—362.
Vasilyeva V. E., Batygina T. B., Titova G. E. Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 4. P. 349—357.
Venturelli M., Bouman F. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (*Mayacaceae*) // Acta Bot. Neerl. 1986. Vol. 35. N 4. P. 497—516.
Walton J. An ovuliferous fructification of lower carboniferous age from Dunbartonshire // Trans. Royal Soc. Edinburgh. 1949. Vol. 61. Pt 3. P. 719—728.
Wareing P. F., Phillips J. D. J. The control of growth and differentiation in plants. New York; Toronto, 1978. 347 p.
Warming E. Bemerkungen über das Eichen // Bot. Zeitung. 1874. Bd 32. N 30. S. 465—470.
Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Ser. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Westermaier M. Zur Embryologie der Phanerogamen insbesondere über die sogenannten Antipoden // Nova Acta Leopold. 1890. Bd 57. N 1. S. 1—30.

Young D. L., Watson L. The classification of dicotyledons; a study of the upper levels of the hierarchy // Austr. J. Bot. 1970. Vol. 18. N 3. P. 387—433.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 II 1998

SUMMARY

Based on the comparative study of the development and morphology of the angiosperm ovule, a number of important conclusions can be drawn. 1. The morphological differentiation of the ovule is determined by the zonate structure of its primordium. The peripheral zone gives rise to the epidermis of all structures and to an integument (of dermal origin), the apical zone produces a megasporocyte or a megasporocyte and parietal tissue, the basal zone is the source of the basal nucellar region and the inner region of the chalaza and funiculus, the lateral zone forms an integument (of subdermal origin), the lateral nucellar region, and the outer region of the chalaza and funicle, and the transitional zone gives origin to the hypostase. 2. The structure of the nucellus is determined by the mode of division of the placental subdermal cells: periclinal divisions indicate the formation of crassi- and medionucellate ovules with the nucellar basal region. Whereas the lack of such divisions indicates possible formation of the tenuinucellate ovules. 3. On the basis of new data, the existing classification of ovules has been revised and new ovule typologies proposed based on the pattern of development and structure of the nucellus, integument, chalaza, funiculus and obturator. 4. The mode of the chalazal nucellar zone transformation depends on the type of ovule. The podium is formed in crassinucellate ovules (the complicated and typical variations), the postamento-podium develops predominantly in medionucellate (the apodermal and syndermal variations) as well as in crassinucellate (the reduced variation) ovules, the postament is formed in crassinucellate (the complicated and typical variations) and medionucellate (the permanent variation) ovules. No such structures are formed in tenuinucellate ovules. 5. The evolution of angiosperm ovules involved both progressive reduction and complication of their component structures. The ovule evolution in mono- and dicotyledons probably occurred along independent ways.

УДК 56:581.54

© Л. Ю. Буданцев

РЕКОНСТРУКЦИЯ КАЙНОЗОЙСКИХ КЛИМАТОВ НА ВОСТОКЕ СЕВЕРНОЙ АЗИИ ПО ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИМ ДАННЫМ

L. Yu. BUDANTSEV. THE RECONSTRUCTION OF THE CENOZOIC CLIMATES IN EASTERN NORTH ASIA BASED ON PALAEOBOTANICAL DATA

Рассмотрены результаты попытки реконструкции климатов кайнозоя на северо-востоке Азии по многофакторному анализу (CLAMP-анализ), позволяющему получить количественные характеристики основных параметров палеоклиматов. Использованы морфометрические обсчеты листьев древесных двудольных ископаемых растений ряда разновозрастных палеофлористических комплексов, проанализированные с помощью программы CANOCO. Полученные представления о вероятных палеоклиматах в регионе сопоставимы с изменениями в составе палеофлор за длительный отрезок геологического времени.

Ключевые слова: кайнозой, морфометрия, палеоклиматы, палеофлоры, северо-восток Азии.

Проблемы реконструкции климатов прошлых геологических эпох занимают центральное место в исторической геологии и палеонтологии. Для их решения используются данные палеогеографии, геохимии, биогеохимии, петрографии, палеозоологии, палеоботаники и др.

Представления о тесной связи изменений в составе комплексов ископаемых растений с изменениями климата в геологическом прошлом возникли одновременно с началом систематического изучения палеофлор. В обстоятельном историческом обзоре использования остатков ископаемых растений для реконструкции палеоклиматов Э. Дорф (1968) привел, в частности, суждение отца современной палеоботаники А. Броньяра, высказанное в начале прошлого века, что реконструкция условий обитания вымерших форм ископаемых растений может быть проведена только на основе знания условий обитания их современных аналогов, так как растения благодаря их неспособности к активному передвижению сильнее зависят от изменений внешней среды, чем животные, и должны оказаться более надежными индикаторами для реконструкции условий их обитания в прошлые эпохи. Позднее попытки реконструкций палеоклиматов получили дальнейшее развитие и сопровождали практически каждое более или менее крупное палеоботаническое исследование. Кроме того, было опубликовано большое число специальных палеоклиматических работ и соответствующих разделов в сводках по климатам современной эпохи. Среди отечественных трудов по палеоклиматологии наиболее известны монографии В. М. Синицына (1965, 1966, 1967). Значительный вклад в «ботаническую» палеоклиматологию внесли исследования Э. Дорфа (1968), Э. С. Баргхорна (1968), Р. В. Чэни (1968) и ряда других авторов.

В качестве показателей или индикаторов особенностей климатов прошлого по палеоботаническим данным чаще используется морфология листовых органов, остатки которых наиболее часто встречаются в ископаемом состоянии, а также плодов, семян и древесины. Для этих целей, в частности, K. Ettingshausen (1861) одним из первых приступил к созданию системы классификации морфологических признаков листьев древесных растений, основа которой без серьезных изменений сохранилась и широко используется в настоящее время (Федоров и др., 1956; Hickey, 1973; Dilcher, 1974, и др.).

Методология реконструкции палеоклиматов основана, как известно, на принципе униформизма Хаттона: одна и та же причина всегда вызывает и вызывала одинаковое следствие, иными словами — настоящее есть ключ к познанию прошлого. Униформизм предполагает, что распространение растений в прошлом контролировалось условиями среды обитания так же, как и в современную эпоху.

Несмотря на бесспорность униформистского принципа, его практическое применение для реконструкции палеоклиматов по палеоботаническим данным имеет довольно жесткие временны́е ограничения в рамках кайнофита — эры господства цветковых растений. Это связано с неразработанностью анализа коррелятивных связей морфологических признаков листовых органов других групп растений с климатом. Кроме того, точность результатов применения этого принципа ослабевает с продвижением вниз по шкале геологического времени.

Другой парадигмой палеоклиматологии является признание неизбежности зональной дифференциации климатов, вызванной шарообразной формой Земли. Вековые изменения широтного простирания природно-климатических зон, палеогеографической обстановки, солнечной радиации и другие факторы, определяющие в конечном итоге тот или иной характер климата, приводили в действие процессы адаптации, вымирания или миграции растений и растительных сообществ. Поэтому никакое историко-флористическое исследование не будет законченным без реконструкции, хотя бы в первом приближении, основных параметров (особенно климатических) среды обитания ископаемых растений. Можно назвать десятки палеоботанических работ, в том числе отечественных, с анализом остатков ископаемых растений как индикаторов палеоклиматов для многих районов Евразии и Северной Америки, в которых, однако, приводятся преимущественно качественные характеристики при отсутствии механизмов или методов определения количественных показателей. В этом плане, пожалуй, особо плодотворным было использование I. Bailey и E. Sinnott (1916) расчетов, согласно которым существует прямая зависимость формы края листовых пластинок у древесных двудольных от зонально-климатического положения мест произрастания: количество видов растений с цельнокрайными листьями более или менее плавно возрастает по мере продвижения на юг от умеренной зоны до тропической (например, 10 % растений с цельнокрайными листьями в Исландии, 90 % в бассейне Амазонки).

Традиционным приемом для характеристики палеоклимата по палеоботаническим данным является сравнительный анализ распространения современных аналогов ископаемых растений, произрастающих в тех или иных климатических районах. Применение этого метода, однако, наталкивается на высокую степень субъективизма при выборе современных аналогов, а результатом является только качественная и значительно обобщенная характеристика климата. Потребность же в объективизации, в том числе количественной, характеристик основных показателей палеоклимата при изучении палеофлор возрастает по мере детализации этих исследований и разработки проблем истории формирования и эволюции фитобиоты в геологическом прошлом, а также прикладных вопросов климатостратиграфии континентальных отложений.

Поэтому сразу же обратила на себя внимание работа J. Wolfe (1993), в которой был предложен новый, детально разработанный метод сравнительного многофакторного анализа комплекса морфологических признаков листьев современных и ископаемых древесных цветковых, коррелятивно связанных с определенными эколого-климатическими показателями среды обитания (Climate-Life Analysis Multivariate Program — CLAMP).

Изучив более 100 комплексов современных древесных растений по 25—30 видов в каждом из разных природно-климатических районов, преимущественно США, Wolfe подверг корреляционному анализу ранжированные морфологические признаки листьев (величина, форма пластинки, верхушки, основания, края и др., всего 29 разрядов). Было установлено при этом, что некоторые признаки и их сочетания имеют прямые корреляционные связи с отдельными параметрами климата: 50 % признаков коррелируют с температурой, среднегодовой в особенности, 20 % —

с увлажнением, другие — с продолжительностью вегетационного периода, наличием сухого сезона и т. д. Часть признаков оказалась независимой от климатических условий и не была включена в базу данных. Стандартная погрешность в определении температурных параметров составляет 0.7—2.0 °С в зависимости от количества морфотипов в исследуемых комплексах растений. Расчеты проводились по процентному соотношению наличия того или иного признака у всех таксонов (морфотипов) в каждом комплексе растений, который в свою очередь сопровождался средними многолетними данными по «микроклимату» в данном конкретном районе. Все эти сведения и составляют основу базы данных CLAMP. Аналогичные морфометрические обсчеты листьев проводятся для избранных комплексов ископаемых древесных двудольных и вводятся в CLAMP. Корреляционный анализ сходства по набору морфотипов листьев в комплексах ископаемых и современных растений указывает на вероятную близость климатических условий их произрастания. Привлекательность применения CLAMP подчеркивается необязательностью привязки морфологических признаков листьев к определенным современным или ископаемым таксонам, систематическое положение которых не всегда может быть достоверно установлено, так как метод работает с независимыми морфотипами, имеющими сравнимые размерные показатели.

Позднее программа на базе CLAMP была модернизирована введением нескольких дополнительных морфологических признаков листьев и приспособлена для корреляционного анализа в программе CANOCO (Canonical community ordination by canonical correspondence analysis). Расчетные таблицы по новой версии были любезно предоставлены нам R. A. Spicer и А. Б. Германом, успешно применившими их при реконструкции палеоклиматов (Spicer et al., 1996; Herman, Spicer, 1997; Спайсер, Герман, 1998). Расчеты проводились нами также в программе CANOCO, ver. 2.1 (лицензия).

Применение этого сугубо актуалистического метода позволило впервые получить количественные характеристики палеоклиматов для разных регионов, охарактеризованных разновозрастными комплексами ископаемых растений с господством древесных цветковых. Имеющиеся в нашем распоряжении богатейшие коллекции ископаемых растений, насчитывающие несколько тысяч экземпляров из многих десятков местонахождений на Шпицбергене, в северной и центральной Якутии, Корякском нагорье, Камчатке, Командорских о-вах и др., являются базой для реконструкции палеоклиматов этих регионов в позднем мелу, палеогене и неогене.

Первый опыт в этом направлении на базе CLAMP был проделан нами совместно с R. A. Spicer (Великобритания) и А. Б. Германом (Москва) на примере позднеэоценовой иргирнинской флоры Западной Камчатки (кинкильский, ковачинский, иргирнинский комплексы), насчитывающей около 80 видов преимущественно деревьев и кустарников, из которых более 60 % — цветковые растения (Буданцев, 1997).

Полученные количественные характеристики палеоклимата (температуры среднегодовая, наиболее теплого и наиболее холодного месяцев; осадки среднегодовые, среднемесячные, за наиболее сухой период; продолжительность вегетационного периода) вполне соответствуют таковым современного климата приатлантических штатов США между 41—43° с. ш. и 73—75° з. д., характеризующегося прохладным летом и мягкой зимой, равномерным распределением обильных осадков, свойственным умеренной зоне.

Как и в иргирнинской палеофлоре, здесь на склонах Аппалачей в поясе 400—600 м над ур. м. господствуют древесно-кустарниковые цветковые (85 % от общего числа видов) в сочетании с разнообразными папоротниками и хвойными (Gleason, Cronquist, 1993). Систематический состав господствующих таксонов в современной и ископаемой флорах вполне сопоставим. Так, в иргирнинской палеофлоре в целом ведущими семействами среди папоротников и хвойных были *Osmundaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, которым принадлежало до 20 % родов и 19 % видов; в современной флоре представители этих семейств, особенно *Pinaceae* (5 родов, 19 видов), также занимают заметное место. На долю цветковых растений в иргирнинской палеофлоре приходится около 65 % (31 семейство, 40 родов и 49 видов) в общем составе, что

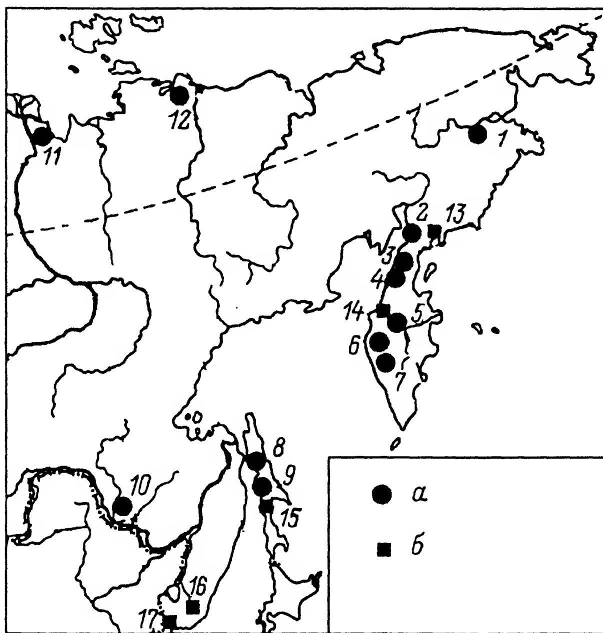


Рис. 1. Местонахождения ископаемых растений на северо-востоке и Дальнем Востоке России.

Палеофлористические комплексы: *а* — палеогеновые (*1* — рарыткинский; *2* — чемурнаутский; *3* — иргирнинский; *4* — паланский: *5* — ковачинский; *6* — кинкильский; *7* — крутогоровский; *8* — нижнедуйский; *9* — бошняковский; *10* — цагаянский, райчихинский; *11* — кенгдейский; *12* — тастахский), *б* — неогеновые (*13* — нижнемедвежкинский, верхнемедвежкинский; *14* — эрмановский; *15* — верхнедуйский; *16* — ботчинский, *17* — усть-суйфунский).

несколько больше, чем в современной, в которой цветковым принадлежит около 50 %. Но участие в ископаемой флоре представителей 8 ведущих семейств значительно отличается от их участия в современной флоре: виды из семейств *Cercidiphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Aceraceae* в иргирнинской палеофлоре составляют 45 % от общего числа цветковых, а в современной — немногим более 13 %; в то же время в современной флоре присутствуют почти все естественные роды папоротников, хвойных и цветковых растений, входящие в состав палеофлоры (32 из 47).

Обнадеживающие результаты первой попытки позволили продолжить расчеты основных количественных параметров палеоклиматов на востоке Северной Азии в более широком возрастном интервале.

С этой целью было проведено частично совместно с Л. Б. Головневой (БИН РАН) морфометрическое изучение остатков листьев древесных двудольных из следующих палеофлор: рарыткинской, бошняковской, цагаянской (ранний палеоцен), паланской (поздний палеоцен—ранний эоцен), чемурнаутской, райчихинской (средний эоцен), ковачинской, кинкильской, иргирнинской, нижнедуйской (поздний эоцен), крутогоровской (поздний олигоцен—ранний миоцен), верхнедуйской (ранний миоцен), нижнемедвежкинской (средний миоцен), верхнемедвежкинской, усть-суйфунской, ботчинской (поздний миоцен), эрмановской (плиоцен). Помимо оригинальных данных использованы морфотипы ископаемых растений, описанные и изображенные в монографиях М. О. Борсук (1956), М. А. Ахметьева (1973), Т. Н. Байковской (1974), В. А. Красилова (1976, 1979), Л. И. Фотьяновой (1976, 1988), А. И. Челебаевой (1978, 1988), В. В. Федотова (1980). Местонахождения ископаемых растений, входящих в названные палеофлористические комплексы, расположены ныне на северо-востоке и Дальнем Востоке России в пределах 43—64° с. ш., 131—176° в. д. (рис. 1). Количественные параметры палеоклиматов приведены в таблице.

Основные показатели палеоклимата по палеоботаническим данным (палеоген—неоген)

Палеофлористический комплекс	Число видов растений	Температура, °С			Количество осадков, мм		Продолжительность вегетационного периода, мес
		среднегодовая	самого теплого месяца	самого холодного месяца	в месяц	за вегетационный период	
Корякия							
Рарыткинский	30	11.9	19.7	5.0	127.7	1377.0	7.1
Камчатка							
Паланский	40	12.2	19.2	6.4	182.9	1316.1	7.2
Чемурнаутский	53	15.8	21.5	10.9	165.0	1864.1	8.8
Ковачинский	12	12.7	19.9	6.6	146.5	1640.5	7.5
Кинкильский	16	8.9	18.5	0.0	87.9	851.3	5.7
Иргирнинский	14	7.6	17.6	−1.6	110.6	1204.2	5.0
Крутогоровский	17	7.9	17.7	−0.9	118.3	1313.7	5.2
Нижнемедвежкинский	42	8.7	18.1	0.0	113.9	1232.9	5.5
Верхнемедвежкинский	23	7.8	17.7	−1.2	109.3	1180.5	5.1
Эрмановский	34	7.3	17.8	−2.9	73.3	674.4	4.9
Дальний Восток							
Бошняковский	12	13.8	20.0	7.8	132.9	1168.1	7.9
Цагаянский	18	11.6	19.4	4.2	105.8	825.9	6.9
Райчихинский	46	15.7	20.9	11.5	204.0	2464.1	8.8
Нижнедуйский	34	9.5	18.5	1.2	109.0	1144.3	5.9
Верхнедуйский	46	8.2	17.7	−0.4	126.9	1438.0	5.3
Усть-суйфунский	30	8.7	18.1	0.1	113.7	1227.9	5.6
Ботчинский	27	7.3	17.7	−2.5	88.7	890.4	4.9

Для освещения допалеогеновой истории палеоклимата привлечены полученные Головневой (1994) данные по ряду позднемеловых маастрихтских флор Северо-Восточной Азии и Дальнего Востока России.

В маастрихте на востоке Азии между 40° и 65° с. ш. климат был теплоумеренным со среднегодовыми температурами 10—14 °С при температурах наиболее теплого месяца 19—20 °С и самого холодного — 3—8 °С. Количество осадков сохранялось довольно высоким, достигая 1500—2000 мм в год и распределяясь равномерно, без периодов засухи. Такой характер маастрихтского климата косвенно подтверждается находками на севере региона остатков динозавров, жизнедеятельность которых требовала круглогодичного безморозного климата. В то же время высокая влажность (по CLAMP), соответствующая современному гумидному климату и сомкнутой лесной растительности, не соответствует характеру местообитаний динозавров с саванноподобной растительностью и открытыми ландшафтами. Это несоответствие объясняется включением в базу данных CLAMP растительных комплексов преимущественно долинного типа, для которых увлажнение всегда будет выше, чем для плакорных местообитаний. В целом маастрихтский климат характеризовался незначительной сезонностью и более постепенным термическим градиентом: амплитуда среднегодовых температур между тропическими и бореальными широтами не превышала 10 °С, что примерно в 4—5 раз меньше, чем в современную эпоху (Golovneva, 1997).

В начале палеоцена не происходит существенных изменений в палеоклимате региона, хотя наблюдаются незначительные отклонения в южных и северных секторах. Так, на юге Дальнего Востока (Сахалин, Приморье) среднегодовые температуры достигали 13.8 °С, температуры самого теплого и холодного месяцев соответственно

20 и 7.8 °С, тогда как на севере, в Корякском нагорье, среднегодовая температура колебалась в пределах 10.3—11.9 °С, а температуры теплого и холодного месяцев — 18.8—19.7 и 3.1—5.0 °С соответственно.

Высокие показатели термического режима и незначительный их широтный градиент указывают на муссонный характер палеоклимата приморских районов. При продвижении в глубь континента показатели температуры и осадков заметно снижаются. Так, в районе Зее-Буреинской низменности, примерно в 750 км от побережья (цагаянский палеофлористический комплекс), в начале палеоцена среднегодовая температура не превышала 11.6 °С, а количество осадков за вегетационный период составляло 825 мм, в то время как на побережье (о-в Сахалин, бошняковский комплекс) эти показатели достигали соответственно 13.8 °С и 1214 мм.

В конце палеоцена—начале эоцена климат продолжает оставаться умеренно теплым, безморозным и влажным. В прибрежных районах северо-востока Азии (55—60° с. ш., паланский комплекс) среднегодовая температура достигала 12.2 °С, температура самого холодного месяца — 6.4 °С при количестве осадков за вегетационный период около 1300 мм. В континентальной части региона (север Якутии, кенгдейский комплекс), как и на Дальнем Востоке, температурные показатели несколько ниже: среднегодовая температура 9.7 °С, температура теплого и холодного месяцев соответственно 18.6 и 1.6 °С. Влажность также немного ниже — около 1200 мм.

Несмотря на слабые различия в палеоклимате палеоцена—раннего эоцена на северо-востоке России, наземная фитобиота претерпела в этот период заметные изменения, носившие, однако, преимущественно эволюционный характер.

В конце позднего мела—начале палеоцена палеофлора еще не утратила «мезозойского» облика за счет переживания представителей таких родов, как *Coniopteris*, *Arctopteris*, *Torellia*, *Taxites*, *Microconium*, *Pseudoprotophyllum*, *Celastrophyllum* и др. Все эти таксоны вскоре полностью вымирают и заменяются новыми, «кайнозойскими», часть из которых возникла в недрах раннепалеоценовой флоры. В их числе можно назвать широко распространенные виды из родов *Onoclea*, *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Corylus*, *Vitis*, *Viburnum*. Во второй половине палеоцена палеофлора постепенно восстанавливает утраченный элемент, и к концу раннего эоцена на Камчатке она характеризуется высокой степенью богатства и таксономического разнообразия. Полное господство в палеофлоре перешло к древесно-кустарниковым цветковым растениям преимущественно из естественных родов: *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Ulmus*, *Alnus*, *Myrica*, *Juglans*, *Carya*, *Pterocarya*, *Populus*, *Acer*, *Aesculus*, *Tilia* и др., которым принадлежит более 60 % от общего состава палеофлоры. На рубеже раннего—позднего палеоцена произошла первая на северо-востоке России крупная палеофлористическая сукцессия, названная рарыткинско-паланской (Буданцев, 1997).

Как уже отмечалось, на юге региона — в Приморье и на Сахалине — палеофлора на границе позднего мела—палеогена развивалась в условиях теплоумеренного климата и также характеризовалась превалированием «мезозойского» элемента (бошняковский комплекс). К сожалению, на Дальнем Востоке нам пока не в полном объеме удалось установить преемственность и сукцессионные изменения в палеофлоре позднего мела—палеогена. По редким находкам растений в отложениях второй половины палеоцена—раннего эоцена (кивдинский комплекс в Зее-Буреинской впадине, например), можно судить о смене доминантов и переходу палеофлоры к «кайнозойскому» типу.

В конце раннего—начале среднего эоцена начинается заметное потепление с переходом климата к субтропическому типу. Отмечены самые высокие для региона в палеогене среднегодовая температура (15.8 °С) и температура холодного месяца (10.9 °С). Сохраняется и высокая влажность (более 2000 мм осадков в год). Продолжительность вегетационного периода составляет 8.8 месяца. Такие показатели отражают период так называемого «палеогенового климатического оптимума», имеющего планетарный масштаб. Его влияние на состав наземной биоты, и в частности

палеофлор, в разных районах проявлялось неоднозначно, но наиболее заметно в зоне теплоумеренного климата.

Наступление климатического оптимума способствовало широкой миграции растений из более южных областей, что привело к развитию необыкновенной для высоких широт, богатой и разнообразной по составу палеофлоры (чемурнаутский комплекс), в которой наблюдается смешение «местного» умеренного элемента, господствовавшего в предшествовавшей паланской палеофлоре, с субтропическим, включавшим пальмы, лавровые, бобовые, миртовые и многие другие термофильные растения, которым принадлежит более половины от общего состава палеофлоры (Budantsev, 1994).

Преобладание термофильного элемента наблюдается также на юге и северо-западе региона (райчихинский комплекс в Зее-Буреинской впадине, тастахский — в Яно-Индигирском междуречье).

Оптимальная климатическая эпоха продолжалась на северо-востоке Азии сравнительно недолго (от 50.5 до 44.0 млн лет), и ее окончание сопровождалось заметным снижением прежде всего температурных показателей палеоклимата. Здесь следует отметить, что окончание оптимальной климатической эпохи на севере региона совпало с активизацией вулканической деятельности, что не могло не сказаться на формировании палеоклимата в постоптимальный период.

На севере региона (Западная Камчатка) в конце среднего—начале позднего эоцена («ковачинский» век) температурный градиент остается еще высоким: в прибрежно-морских районах среднегодовая температура достигала 12.7 °С, температура самого холодного месяца — 6.6 °С. Но уже во второй половине позднего эоцена («иргирнинский» век) среднегодовая температура опускается до 7.6 °С, а температура наиболее холодного месяца впервые переходит нулевую отметку (–1.6 °С). Климат становится умеренным при сохранении достаточно высокой влажности: 850—1204 мм осадков за вегетационный период, который не превышал 6 мес.

В палеофлоре происходят существенные изменения: исчезает практически весь термофильный элемент, недолго продержавшийся в сообществах прибрежно-морской растительности (ковачинский комплекс), но уже в кинкильскую вулканическую фазу термический режим снижается до появления морозного периода (иргирнинский комплекс). В долинные растительные группировки впервые проникают разнообразные хвойные, в том числе из сем. *Pinaceae*. Нужно отметить, что во флорах палеоцена—среднего эоцена повсеместно были распространены несколько видов из родов *Taxodium*, *Metasequoia* и редко *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae*). В позднем эоцене к ним прибавились виды родов *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Larix* (*Pinaceae*), *Torreya* (*Taxaceae*), *Sequoia*, *Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Cryptomeria* (*Taxodiaceae*), *Thuites* (*Cupressaceae*).

Заметно обновился состав древесных цветковых растений. Доминирующее положение заняли листопадные широколиственные породы из родов *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Hamamelites*, *Platanus*, *Ulmus*, *Broussonetia*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Corylus*, *Juglans*, *Populus*, *Actinidia* и др.

На юге Дальнего Востока России в конце эоцена («нижнедуйский» век) среднегодовая температура понизилась до 9.5 °С, а температура самого холодного месяца — до 1.2 °С при некотором снижении увлажнения — 1144 мм осадков за вегетационный период, продолжительность которого составляла 5.9 мес. Как и на севере, палеофлора здесь имеет отчетливо умеренный облик при более слабом участии хвойных (редкие *Metasequoia*, *Taxodium*). Среди цветковых также доминируют виды из родов *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Alnus*, *Corylus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Acer*, *Vitis* и др.

С переходом к неогену общее похолодание продолжается вплоть до плиоцена. На Западной Камчатке в конце олигоцена—начале миоцена («крутогоровский» век) климат был чуть холоднее: среднегодовая температура 7.9 °С, температура самого холодного месяца –0.9 °С. Растительность не отличалась особым разнообразием, но был хорошо развит реликтовый элемент: виды родов *Woodwardia*, *Sciadopitys*, *Fagus*, *Pterocarya*, *Actinidia* (Челебаева, 1988).

На Сахалине в это время («верхнедуйский» век) среднегодовая температура была выше — 8.2 °С, температура самого холодного месяца –0.4 °С. Высокая влажность (1438 мм осадков за вегетационный период) указывает на муссонный тип климата. Растительность имела ярко выраженный умеренно теплый хвойно-широколиственный характер. Среди доминантов присутствовали многие «реликты» палеогена: виды родов: *Cunninghamia*, *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, *Fagus*, *Castanea*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Tilia*, *Aesculus*, *Alangium* и др. (Фотьянова, 1988).

Некоторое потепление, отмеченное в раннем миоцене, продолжилось в среднем миоцене. На севере региона, на Восточной Камчатке («нижнемедвежкинский» век) среднегодовая температура составляла уже 8.7 °С, холодного месяца — 0 °С. В это время сохраняется умеренно теплый тип палеофлоры с заметным участием хвойных (*Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Thuja*). Но среди лесообразующих пород впервые появляются новые таксоны, в частности виды родов *Chosenia*, *Salix*, *Ribes*, *Spiraea*, *Prunus*, *Padus*, *Sambucus*, *Weigela*, представленные в основном кустарниковыми формами, которые в неогене становятся важным элементом растительного ландшафта. В качестве реликтов можно рассматривать виды родов *Pterocarya*, *Fagus*, *Cercidiphyllum*, *Phellodendron* и др. (Челебаева, 1978).

Вторая половина раннего—средний миоцен относятся к периоду второго, неогенового климатического оптимума, который, однако, не сопровождался коренными изменениями в составе палеофлоры, как это наблюдалось в конце раннего—среднем эоцене.

В позднем миоцене становится заметным проявление зональности климата в регионе. Так, на севере (Восточная Камчатка, «верхнемедвежкинский» век) среднегодовая температура составляет 7.8 °С, самого холодного месяца — –1.2 °С. Палеофлора несколько обедняется за счет утраты многих «реликтов», среди которых сохраняются лишь *Pterocarya* и *Cercidiphyllum*. В это же время на юге Дальнего Востока («суйфунский» век) среднегодовая температура достигала 8.7 °С, а наиболее холодного месяца — 0.1 °С. Здесь еще удерживаются некоторые теплолюбивые растения — виды родов *Sapium*, *Rhus*, *Alangium*, *Pterostyrax*, *Osmanthus* — при полном господстве, однако, широколиственного мезофильного элемента (многочисленные виды из родов *Liquidambar*, *Cercidiphyllum*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Populus*, *Salix*, *Acer* и др., которым принадлежит более 60 % от общего состава суйфунской палеофлоры).

В горных районах, на высотах 1000—1500 м над ур. м. (ботчинский комплекс, Сихотэ-Алинь), среднегодовая температура достигала 7.3 °С, самого холодного месяца — – 2.5 °С. В палеофлоре господствовал широколиственный лесной элемент при разнообразии представителей хвойных из родов *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Tsuga*, *Metasequoia*, *Thuja*. В склоновых сообществах удерживались виды из родов *Carya*, *Cercidiphyllum*, *Tilia*, *Acanthopanax*, *Phellodendron*, *Nyssa* (Ахметьев, 1973).

На севере региона («эрмановский» век, Западная Камчатка) в начале плиоцена климат был сходен с горным климатом на юге Дальнего Востока. Но здесь, за исключением *Ginkgo* и *Pterocarya*, широколиственный элемент уже не играл господствующей роли, уступая эту позицию представителям родов *Rumex*, *Betula*, *Alnaster*, *Ribes*, *Spiraea*, *Rubus*, *Rosa*, *Sambucus*, *Lonicera* (преимущественно мелким деревьям и кустарникам) (Фотьянова, 1976).

На юге региона, к сожалению, пока не удалось выделить для палеоклиматической реконструкции флористических комплексов, отражающих заключительную фазу флорогенеза перед наступлением ледникового периода, резко нарушившего ход эволюции кайнозойского климата на северо-востоке Азии.

Напомним, что в современную эпоху на севере региона (53—59° с. ш.) среднегодовая температура составляет от –5.7 до –2.4 °С, а самого холодного месяца соответственно от –25.2 до –24.5 °С. На юге (43—48° с. ш.) эти показатели колеблются от 0.9 до 4.6 °С и от –23.4 до –11.7 °С соответственно.

Таким образом, расчетные показатели основных параметров палеоклимата на северо-востоке Азии показывают, что в целом регион отличался климатическим

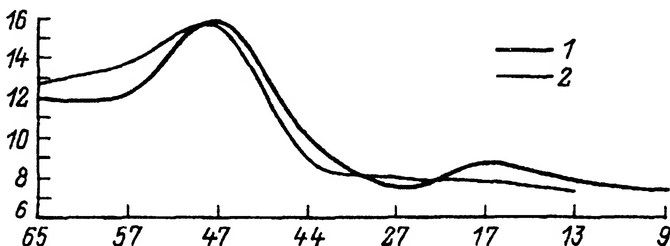


Рис. 2. Среднегодовая температура в палеогене—неогене на северо-востоке и Дальнем Востоке России.
1 — северо-восток России (50—65° с. ш.), *2* — Дальний Восток России (40—50° с. ш.). По оси абсцисс — время, млн лет; по оси ординат — температура, °С.

постоянством (рис. 2). В конце раннего—среднем эоцене наблюдался температурный пик, ознаменовавший наступление так называемого палеогенового климатического оптимума, хотя в целом на протяжении всего палеогена и большей части неогена сохранялся климат теплоумеренного безморозного типа при продолжительном, более 5 месяцев, вегетационном периоде. Лишь с конца эоцена на севере региона и начала неогена на юге температура наиболее холодного месяца переходила отметку 0 °С.

Сравнительный анализ палеоклиматов восточного и западного секторов Азии показал, что западные области (Нижнее Поволжье, Казахстан) в пределах 45—50° с. ш. в палеоцене—эоцене входили в зону субтропического и тропического климата со среднегодовыми температурами от 19 до 20 °С и температурами наиболее холодного месяца от 14 до 18.8 °С. Это может свидетельствовать, на наш взгляд, о преобладании меридиональной дифференциации климата в геологическом прошлом над широтным, что нехарактерно для современной эпохи с ее зонально-климатическим делением. Впрочем, проблема эта нуждается в дополнительных специальных исследованиях.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 96-04-50335).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня. М., 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 247).

Баргхорн Э. С. Количественная оценка последовательных изменений кайнозойских флор Северной Америки как ключ к палеоклиматам // Проблемы климатологии. М., 1968. С. 34—42.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 142 с.

Борсук М. О. Палеогеновая флора Сахалина. Л., 1956. 121 с. (Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер. Т. 12).

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997. 115 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 19).

Герман А. Б., Спайсер Р. Э. Континентальный мел северо-востока Азии и Аляски: сравнение флор и палеоклимата // Стратиграфия и палеонтология. 1997. Т. 5. № 1. С. 60—66.

Головнева Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья. СПб., 1994. 146 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 13).

Дорф Э. Применение ископаемых растений для реконструкции палеоклиматов // Проблемы палеоклиматологии. М., 1968. С. 16—33.

Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М., 1979. 182 с.

Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л., 1965. Ч. 1: Кайнозой. 166 с.; 1966. Ч. 2: Мезозой. 166 с.

Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. Л., 1967. 232 с.

Спайсер Р. Э., Герман А. Б. Меловой климат Азии и Аляски: сравнение палеоботанических свидетельств с компьютерной моделью // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 3—18.

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л., 1956. 303 с.

Федотов В. В. Эоценовая флора Райчихи Амурской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 17 с.

Фотьянова Л. И. Флористический комплекс эрмановской свиты и его положение среди близких по возрасту комплексов северной части тихоокеанского сектора // Тр. ГИН АН СССР. 1976. Вып. 294. С. 67—108.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена. М., 1988. 190 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 231).

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 154 с.

Челебаева А. И. Позднеолигоценовая—раннемиоценовая флора Камчатки // Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М., 1988. С. 25—67.

Чэни Р. В. Третичные флоры северного обрамления Тихого океана и связь их с климатом // Проблемы палеоклиматологии. М., 1968. С. 42—46.

Bailey I. W., Sinnot E. W. The climatic distribution of certain types of Angiosperm leaves // Amer. J. Bot. 1916. Vol. 3. P. 24—39.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum im north-eastern Asia // Cenozoic plants and climates of the Arctic. London, 1994. P. 297—313.

Dilcher D. L. Approaches to the identification of Angiospermae leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—158.

Ettinghausen K. Die Blatt-Skelette der Dikotyledonen. Wien, 1861. 308 p.

Gleason H. A., Cronquist A. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. New York, 1993. 910 p.

Golovneva L. B. Maastrichtian (Late Cretaceous) climate and distribution of high latitude dinosaurs and floras in the northern Pacific region // Abstracts of Second European paleontological congress «Climate: past, present and future». Vienna, 1997. P. 30.

Herman A. B., Spicer R. A. New quantitative paleoclimate data for the Late Cretaceous Arctic: evidence for a warm polar ocean // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. 1997. Vol. 128. P. 227—251.

Hickey L. J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. P. 17—33.

Spicer R. A., Herman A. B., Valdes P. J. Mid and Late Cretaceous climate of Asia and northern Alaska using CLAMP analysis // Чтения памяти В. А. Вахрамеева. М., 1996. С. 62—67.

Wolfe J. A. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages // U. S. Geol. Surv. 1993. Bull. 2040. 71 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 XI 1998

SUMMARY

The results of an attempt to reconstruct the Cenozoic climates in eastern North Asia by polynomial analysis (CLAMP-analysis) are considered. CLAMP (Climate-Life Analysis Multivariate Program) allows to obtain the quantitative characteristics of major parameters of paleoclimates. The scores of physiognomic leaf characters of woody dicotyledon fossil plants for several paleofloral assemblages of different age analyzed with the aid of CANOCO program have been used. The resulting conceptions of probable paleoclimates in the region are comparable with the changes of paleofloral composition in a long stretch of geological time.

УДК 582.29; 930.26; 581 + 711.524

© Н. В. Малышева

РАСТЕНИЯ СРЕДНЕВЕКОВЫХ КРЕПОСТЕЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ. 1. КРЕПОСТИ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. MALYSHEVA. THE PLANTS OF THE MEDIEVAL FORTRESSES IN THE NORTH-WEST RUSSIA. 1. FORTRESSES IN LENINGRAD REGION

Впервые изучены высшие растения и лишайники средневековых крепостей Северо-Запада России в пределах Ленинградской обл. (Орешек, Копорье, Старая Ладога, Выборгский замок, Корела, Тиверский городок, Ивангород). Выявлены 87 видов из 35 родов лишайников. Рассмотрены особенности распространения их по субстратам и местообитаниям (стены, фундаменты, зеленые насаждения и др.). Выявлена специфичность флоры лишайников крепостей, 40 % видов которой характерны для городов, а 17 % являются индикаторами слабоокультуренных местообитаний. Выяснено, что число видов лишайников не зависит от размеров крепости и времени ее заложения, но зависит от расположения крепости и интенсивности ее использования. Обнаружена обратная зависимость между числом видов лишайников и толщиной культурного слоя. Выявлено 218 видов высших растений из 154 родов 53 семейств, из них 28 деревьев, 15 кустарников, 175 видов травянистых. Рассмотрены особенности распределения растений по характерным местообитаниям, отмечается преобладание рудеральных многолетников. Проведен сравнительный анализ с археологическими данными. Выяснено, что комплекс городских видов довольно устойчив и прослеживается с IX—X вв. Полученные данные позволяют более достоверно реконструировать исторические ландшафты средневековых крепостей и их окрестностей.

Ключевые слова: средневековые крепости, Ленинградская обл., лишайники, высшие растения.

Средневековые крепости Северо-Запада России являются уникальными историко-архитектурными сооружениями, заложенными в X—XIV вв. (Кирпичников, 1984), и требуют всестороннего изучения, в том числе природного окружения (близ развалин крепостей возможны интересные ботанические находки) (Цвелев, 1976). Они являются наиболее старыми урбанизированными территориями, изучение которых помогает выяснять влияние урбанизации в современном мире. С ландшафтной точки зрения средневековые крепости являют собой пример хорошо очерченных территорий, изучение растительного покрова которых может способствовать исследованию дальнейшей динамики биоразнообразия растений, сами же крепости могут являться базовыми точками мониторинга.

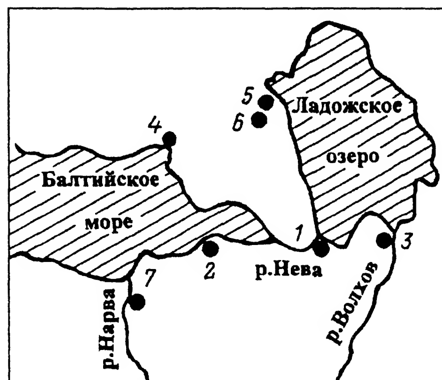
Целью работы было изучение современного состояния растительного покрова (лишайников и высших растений) средневековых крепостей Северо-Запада России. Задачи работы — изучение видового состава лишайников и высших растений крепостей; рассмотрение особенностей их распределения по местообитаниям и субстратам; выявление специфических особенностей флоры крепостей; сравнение с археоботаническими материалами, полученными в результате археологических раскопок. Помимо фиксации современного состояния проводилось сравнение с археологическими данными по толщине культурного слоя с целью выявления индикаторных видов растений. Ранее подобные исследования не проводились.

Материал и методика

Исследования проводили на территории 7 средневековых крепостей, расположенных в пределах Ленинградской обл.: Орешек, Старая Ладога, Копорье, Выборгский замок, Корела, Тиверский городок, Ивангородская крепость (рис. 1; см. таблицу).

Рис. 1. Схема расположения изученных средневековых крепостей.

1 — Орешек, *2* — Копорье, *3* — Старая Ладога, *4* — Выборгский замок, *5* — Корела, *6* — Тиверский городок, *7* — Ивангород.



Материал собирали в течение 2 полевых сезонов (с весны по осень) в 1996 и 1997 гг. Территорию каждой крепости разбивали на участки площадью 100—200 м², в которых внимательно осматривали местообитания и субстраты, характерные для лишайников. Это были в первую очередь каменистые субстраты, представленные известняком (стены крепостей, башен и др.), гранитом (отдельные валуны, строения и пр.), мрамором (надгробия). Тщательно осматривали деревья и кустарники, растущие на территории крепостей, а также обработанную древесину, использованную в строительстве и благоустройстве крепостей (бревна, колодцы и т. п.). Особое внимание уделяли искусственному субстрату (кирпичи, бетон, цемент, железо). Всего в крепостях было собрано 711 образцов лишайников. Их определяли в лабораторных условиях с использованием общепринятых методик. Для выяснения особенностей видового состава лишайников средневековых крепостей проводили сравнение с более «молодой» Петропавловской крепостью в С.-Петербурге, заложенной в XVIII в. (Малышева, 1998). Названия лишайников даны по монографии R. Santesson (1993).

Краткая характеристика средневековых крепостей Ленинградской области

Индекс	Название	Дата основания, год	Площадь, тыс. м²	Местонахождение	Особенности расположения	Число видов	
						лишайников	высших растений
1	Орешек	1323	60	г. Шлиссельбург	Остров в истоке Невы в 400 м от обоих берегов	27	92
2	Копорье	1240	14	с. Копорье	На Копорской возвышенности в 12 км от побережья Финского залива	34	71
3	Старая Ладога	1114	10.5	с. Старая Ладога	На мысу при впадении р. Ладожки в р. Волхов	30	121
4	Выборгский замок	1293	20.7	г. Выборг	На Замковом острове Выборгского залива	17	82
5	Корела	1310	13	г. Приозерск	Первоначально на острове, ныне на мысу в нижнем течении р. Вуокса	30	74
6	Тиверский городок	Конец 1330-х	12.5	В 2 км от д. Васильево Приозерского р-на	На острове р. Вуокса у Тиверских порогов	45	63
7	Ивангород	1492	37	г. Ивангород	На берегу р. Нарва	21	101

Примечание. Данные по времени основания и площадям указаны по следующим источникам: Громов и др., 1963; Гришина и др., 1973; Овсянников, 1976; Кирпичников, 1984; Мавродин, 1986.

На тех же участках размером 100—200 $м^2$, где собирали лишайники, проводили описание видового состава высших растений. Для древесных указывали класс возраста, число экземпляров и местопроизрастание в крепости. Для кустарников отмечали особенности распространения по изученным территориям. Для травянистых растений особо отмечали произрастание их на стенах крепостей, что чрезвычайно важно для реставрации памятников. Хозяйственное значение растений рассматривали по ряду источников (Струков, 1934; Сорные..., 1935; Главнейшие..., 1942; Кормовые..., 1950—1956; Флора..., 1955—1965; Мальцев, 1962; Гусев, 1968; Полезные..., 1970, и др.). Сравнение с археологическими данными, полученными на раскопках в крепостях с помощью карпологического, спорово-пыльцевого, дендрологического методов, проводили с использованием ряда источников (Петров, 1945; Кирьянов, 1959; Кирпичников, 1968—1970; Колчин, Черных, 1977; Кирьянова, 1992; Vuorela et al., 1992; Taavitsainen et al., 1994; Черных, 1996). При определении растений использовали следующие материалы: «Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР» (1981), «Флора Ленинградской области» (1955, 1957, 1961, 1965). Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Дополнительно использовали графический материал: изображения крепостей в XVII в. по А. Олеарию (1906), фотографии конца XIX—начала XX в. (место хранения — Музей истории Санкт-Петербурга), картографические и архивные данные (планы крепостей, хранящиеся в Российском государственном военно-историческом архиве (РГВИА), Москва), а также описания крепостей путешественниками (Олеарий, 1906).

Результаты и обсуждение

В изученных средневековых крепостях найдено 87 видов лишайников из 35 родов, в том числе: Выборгский замок — 17 видов, Ивангород — 21, Орешек — 27, Старая Ладога и Корела — по 30, Копорье — 34, Тиверский городок — 45 видов.

Далее приведен список видов лишайников, найденных в средневековых крепостях Ленинградской обл. Для каждого вида указаны крепость, в которой он найден (отмечены цифрой; см. таблицу), и субстрат (к — кора деревьев, г — гранит, и — известняк, м — мрамор, б — бетон, ц — цемент, кр — кирпич, ж — железо, д — древесина, пн — пни, п — почва).

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. (*2*, к); *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (*1*, г); *A. contorta* (Hoffm.) Kremp. (*2, 3, 7*, и, г, ц); *Biatora helvola* Körb. ex Hellb. (*6*, к); *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. (*6*, к); *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (*6*, к); *B. subcana* (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw. (*6*, к); *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. (*6*, к); *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssel (*1—5*, и, кр, б, ц); *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. (*1—3, 5, 7*, к, и, б, ц, г, кр, д); *C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. (*5*, ц); *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin (*1—5, 7*, и, ц, б, ж, г, кр); *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein (2, к); *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. (*1—5; 7*, и, г, ц, б, ж, кр); *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. (*1, 2, 4, 7*, к, д); *Cetraria chlorophylla* (Willd. in Humb.) Vain. (*5, 6*, к, г); *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. (*6*, к); *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. (*6*, г); *C. cenotea* (Ach.) Schaer. (*6*, г); *C. coniocraea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. (*6*, к, пн); *C. digitata* (L.) Hoffm. (*6*, г); *C. crispata* (Ach.) Flot. (*6*, г); *C. fimbriata* (L.) Fr. (*5, 6*, к, г, пн); *C. gracilis* (L.) Willd. (*6*, г); *C. pyxidata* (L.) Hoffm. (*6*, г); *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (*6*, к, г); *Cyphelium inquinans* (Sm.) Trevis. (*1*, д); *Evernia mesomorpha* Nyl. (*6*, к); *E. prunastri* (L.) Ach. (*3*, к); *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy (*5*, к); *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (*1—6*, к, д, г); *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. (*6*, к); *Lecanora allophana* Nyl. (*2*, к); *L. argentata* (Ach.) Malme (*2, 4, 6*, к); *L. carpinea* (L.) Vain. (*5, 7*, к); *L. crenulata* Hook (*1—5, 7*, и, ц, б, г, кр); *L. dispersa* (Pers.) Sommerf. (*1—5, 7*, и, ц, б, г); *L. hagenii* (Ach.) Ach. (*1, 2, 4, 5, 7*, к, ц, б, г, д, кр, ж); *L. muralis* (Schreb.) Rabenh. (*1—5*, и, г, м, б, кр); *L. populicola* (DC. in Lam. et DC.) Duby (*6*, к); *L. pulicaris* (Pers.) Ach. (*6*, к); *L. symmicta* (Ach.) Ach. (*1, 6, 7*, к, д); *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel in Hawksw., P. James et Coppins (*6*, к); *Lepraria*

incana (L.) Ach. (*4*, к); *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl. (*2, 5*, к, г); *M. olivacea* (L.) Essl. (*6*, к); *M. septentrionalis* (Lynge) Essl. (*6*, к); *M. subargentifera* (Nyl.) Essl. (*3*, к); *M. subaurifera* (Nyl.) Essl. (2, к); *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. (*5, 6*, г); *P. sulcata* Taylor (*1—7*, к, г); *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale (*2, 3*, к); *Peltigera canina* (L.) Willd. (*3, 5, 6*, п, г, пн); *P. degenii* Gyeln. (*6*, г); *P. didactyla* (With.) J. R. Laundon (*3, 5, 6*, п, г); *P. horizontalis* (Huds.) Baumg. (*1*, кр); *P. rufescens* (Weis.) Humb. (*1—3, 5, 6*, п, кр); *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg (*6*, к); *P. orbicularis* (Neck.) Moberg (*1—3, 5, 7*, к, и, г, б, ж, кр, д, м); *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot. (2, к); *P. argena* (Spreng.) Flot. (*2, 3, 7*, к); *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier (*1—3, 5, 6*, к, г, кр); *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr. (*3, 4, 5*, и, г, кр); *P. dubia* (Hoffm.) Lettau (*1—5, 7*, к, г, кр); *P. stellaris* (L.) Nyl. (*1, 6, 7*, к, д, б); *P. tenella* (Scop.) DC. (*1—3, 5, 7*, к, г, и); *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt (*7*, к); *P. distorta* (With.) J. R. Laundon (*2, 7*, к); *P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt (*2, 3*, к); *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. (*6*, к); *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. (*5, 6*, к); *Ramalina fraxinea* (L.) Ach. (2, к); *R. pollinaria* (Westr.) Ach. (2, *3*, к); *Stereocaulon condensatum* Hoffm. (*1*, кр); *S. paschale* (L.) Hoffm. (6, г); *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda (*1, 2, 4, 7*, к); *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. (*6*, г); *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (*3, 6*, к); *U. filipendula* Stirt. (*6*, к); *U. subfloridana* Stirt. (*6*, к); *Verrucaria muralis* Ach. (*1—5, 7*, и, г, б, ц, м, кр); *V. nigrescens* Pers. (*1—3, 5*, и, г, ц); *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai (*4, 6*, к, г); *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale (*6*, г); *X. somloënsis* (Gyeln.) Hale (*6*, г); *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold (*3, 5*, к, ц); *X. parietina* (L.) Th. Fr. (*1—3, 5, 7*, к, и, б, д, г, м); *X. polycarpa* (Hoffm). Th. Fr. ex Rieber (*1, 3*, к).

Наиболее хорошо представлены лишайники родов *Lecanora* (10 видов); *Cladonia* (9), *Melanelia* (5), *Physcia* (5), *Peltigera* (5), *Caloplaca* (5 видов). Преобладание первых 3 родов характерно для естественной флоры лишайников бореальной зоны, где расположены крепости. Оно же характерно и для лихенофлоры С.-Петербурга (Малышева, 1996а). Значительная роль родов *Physcia* и *Caloplaca* связана с наличием нитрофильных видов произрастающих в жилых местах или местах, часто посещаемых людьми. Многие представители родов *Caloplaca* обитают на известняках, которых много в крепостях. Несколько неожиданной оказалась находка 5 видов рода *Peltigera*, более характерного для лесных местообитаний. Приурочены они в основном к сырым местообитаниям (замшелые валуны), к основаниям стен, но встречаются и на самих стенах.

Среди найденных видов в целом по морфологическому строению преобладают листоватые лишайники (36 видов, или 41.4 %, для сравнения: в Петропавловской крепости — 57 %). Затем идут накипные (30 видов, или 34.5 %, в Петропавловской крепости — 43 %) и кустистые (21, или 24.1 %, в Петропавловской крепости отсутствуют). Преобладание листоватых лишайников отличает лишайники крепостей (как средневековых, так и Петропавловской) от городской лихенофлоры С.-Петербурга, где ведущую роль играют накипные виды (Малышева, 1996а). Возможно, это связано с меньшим влиянием загрязнения атмосферы. Если же рассматривать типы талломов по отдельным крепостям, то в Выборгской крепости, вблизи которой проходит оживленная автомагистраль, явно преобладают накипные виды (70.6 %) и полностью отсутствуют кустистые лишайники. В Тиверском городке, расположенном в лесу, наоборот, велика роль кустистых видов (40.0 %). Среди выявленных морфологических отклонений можно отметить характерную диспигментацию талломов *Parmelia sulcata* (Копорье), побурение слоевищ *Parmelina tiliacea* (Копорье), бугорчатость талломов *Hypogymnia physodes* (Старая Ладога), частичное отсутствие гимения в апотециях *Physcia stellaris* (Старая Ладога).

Бóльшая часть найденных лишайников обитает на коре деревьев (58 видов, или 66.7 %). На каменистом субстрате (стены и башни крепостей, а также фундаменты и развалины построек, укрепления причала, облицовка средневекового раскопанного археологами канала в Орешке, отдельные валуны) найден 41 вид лишайников (47.1 %), причем на гранитном субстрате обнаружены все найденные эпилитные

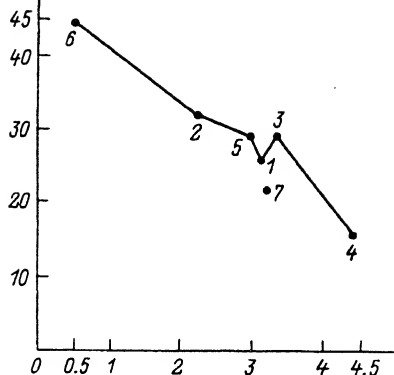


Рис. 2. Зависимость числа видов лишайников от толщины культурного слоя в средневековых крепостях.

1—7 — изученные крепости (см. таблицу; рис. 1). По оси абсцисс — толщина культурного слоя, м; по оси ординат — число видов. В крепости Ивангород (*7*) верхние горизонты культурного слоя были уничтожены в 1979 г., поэтому толщина слоя дана приблизительно (Курбатов, 1977 : 91).

виды, а на известняке — всего 14. Многие из крепостных стен, облицованные известняком, подвергались разрушению при штурмах и осадах, последующей реконструкции и реставрации, осыпались от времени, и, возможно, благодаря этому число видов лишайников на них в 3 раза меньше, чем на граните. На мраморном памятнике XIX в. в Староладожской крепости найдены всего 4 вида лишайников (*Xanthoria parietina*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Verrucaria muralis*, *Lecanora muralis*).

На гниющей древесине (бревна построек, мостик, крышка колодца, деревянные скамьи, пни) обнаружено 12 видов лишайников (13.8 %). Напочвенных видов немного — всего 3 (3.5 %). Это исключительно представители рода *Peltigera* (*P. canina*, *P. didactyla*, *P. rufescens*), произрастающие у основания стен и на горизонтальной задерненной верхней поверхности стен на высоте до 3—4 м. Особую группу образуют 19 видов лишайников (21.8 %), обитающих на искусственных субстратах: на кирпичах (15 видов), цементе (13), бетоне (11), железе (4). Это, как правило, широко распространенные нитрофильные лишайники.

Лишайники распределены по крепостям неравномерно (см. таблицу). Больше всего видов найдено в Тиверском городке (45 видов), меньше всего — на территории Выборгского замка (17 видов). Отчасти это связано с особенностями расположения крепостей: в лесу, деревне, поселке, в городе. Однако Орешек, Корела, Старая Ладога, Копорье, расположенные как в городах (Шлиссельбург, Приозерск), так и в селах (Старая Ладога, Копорье), имеют примерно одинаковое число видов лишайников, которое колеблется от 27 до 34. При этом прослеживается взаимосвязь числа видов лишайников с толщиной культурного слоя, выявленного в крепостях при археологических раскопках (Кирпичников, 1984; Тюленев, 1985; Курбатов, 1997). Толщина культурного слоя в крепостях определяется числом жителей и длительностью проживания в крепости ее защитников (Кирпичников, 1984). Так, наибольшее число видов лишайников обнаружено в Тиверском городке, расположенном в лесу и переставшем функционировать как крепость с 1411 г., где однослойный культурный слой составляет в среднем всего 0.1—0.5 м (Кирпичников, 1984). Здесь присутствуют многие лишайники, характерные для леса (виды родов *Bryoria*, *Cladonia*, *Evernia mesomorpha*). В Выборгском замке, расположенном в г. Выборге и имеющем многослойный культурный слой глубиной до 4.4 м, обнаружено наименьшее число видов (17) (Тюленев, 1985, 1995). Здесь преобладают типичные городские нитрофильные виды (*Candelariella aurella*, *Lecanora hagenii*, *Scoliciosporum chlorococcum*).

В результате проведенных исследований была выявлена тенденция обратной зависимости между числом видов лишайников и толщиной культурного слоя: чем больше культурный слой, тем меньше видов лишайников (рис. 2). Как известно, культурный слой — это исторически сложившаяся система напластований, образовавшаяся в результате деятельности человека (Авдусин, 1977). Толщина его различна и зависит главным образом от продолжительности и интенсивности человеческой деятельности на данном месте.[1] Образуется он из различных органических и строи-

[1] Например, в центре Москвы культурный слой достигает 8 м, а на окраинах его почти нет (Авдусин, 1977).

тельных остатков (бревна, мусор, кости, отходы производства — кузнечного, ювелирного, кожевенного и др., предметы домашнего обихода, посуды и проч.). При этом с геохимической точки зрения происходит своеобразное загрязнение почвы.

Как известно, основными источниками загрязнения городской почвы служат свалки строительного, бытового и другого мусора, дорожная пыль, выбросы производства, атмосферные осадки, опавшие листья деревьев и др. (Экологический атлас Санкт-Петербурга, 1992, лист 4. «Карта загрязнения городских почв»). Загрязнение почвы является индикатором геохимического состояния окружающей среды. Оно отражает результаты многолетнего накопления загрязняющих веществ и процессы геохимических изменений в городской среде, которые были заложены в прошлом, протекают в настоящее время и будут происходить в будущем даже при отсутствии поступления новых загрязнителей в почву (Экологический атлас Санкт-Петербурга, 1992).

Будучи загрязненной, почва в свою очередь воздействует на приземный воздух, поверхностные и грунтовые воды, на корневые системы растений и другие составляющие окружающей среды в течение длительного времени. Этот вид загрязнений косвенно отражается и на лишайниках за счет обогащения почвы и коры деревьев азотистыми и минеральными веществами при выпадении пыли и капиллярном подъеме водных растворов по стволами деревьев. Именно этим объясняется большое число нитрофильных лишайников в городских флорах. При этом лишайники оказываются своеобразными индикаторами толщины культурного слоя археологических городов — средневековых крепостей.

В результате исследования было выяснено, что изменение числа видов лишайников не зависит от площади, занимаемой крепостью. Например, в Орешке найдено 27 видов, в шесть раз меньшей Старой Ладоге — 30, а в три раза меньшем Выборгском замке — 17 видов. Также не прослеживается зависимость от времени заложения крепости — по 30 видов лишайников найдено и в Старой Ладоге, и в Кореле, заложенной 2 века спустя. Для охраняемых территорий как исторических памятников важно было выяснить влияние посещаемости их экскурсантами. Следует отметить, что, хотя посещаемость исторических крепостей, ставших музеями (Орешек, Староладожская крепость), намного выше, чем, например, крепости Копорье, все они чрезвычайно близки по видовому составу и числу видов лишайников, произрастающих в них.

Все изученные средневековые крепости расположены в бореальной зоне. Однако было выяснено, что большая часть лишайников, найденных в средневековых крепостях, относится к широко распространенным в мире мультизональным видам (43, или 49.5 %, для сравнения: в Петропавловской крепости — 70 %), роль бореальных видов несколько меньшая (28, или 32.2 %, в Петропавловской крепости — 17 %), неморальные виды представлены 13 лишайниками (15.0 %, в Петропавловской крепости — 13 %). По 1 виду (по 1.1 %) найдено гипоарктомонтанных (*Umbilicaria deusta*), монтанных (*Peltigera degenii*) и аридных (*Caloplaca lactea*) видов. Таким образом, преобладание мультизональных видов характерно для лихенофлор крепостей, как средневековых, так и заложенных три века назад, и для других городских территорий, например С.-Петербурга (Малышева, 1996а, б).

Наиболее распространенными в крепостях оказались виды, тяготеющие к нитротическим условиям и приуроченные в основном к каменистым субстратам (*Caloplaca decipiens*, *C. saxicola*, *C. holocarpa*, *Candelariella aurella*). На коре деревьев обычны синантропные нитрофильные виды (*Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*). В городах они встречаются в довольно загрязненных условиях и являются индикаторами загрязнения окружающей среды. Широко распространенные в крепостях виды *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* являются показателями умеренного загрязнения. В Тиверском городке, Копорье, Староладожской крепости обитают виды, являющиеся показателями чистоты воздуха (*Ramalina fraxinea*, *R. pollinaria*, *Usnea hirta*, *U. filipendula*, *U. subfloridana*, *Evernia mesomorpha*). Таким образом, лихенофлора крепостей на 40 % представлена видами, характерными для городов, а 17 % видов являются индикаторами слабоокультуренных незагрязненных местообитаний.

В средневековых крепостях Ленинградской обл. было обнаружено 218 видов высших растений, что составляет примерно 17 % видов флоры Ленинградской обл. (Миняев, Шмидт, 1983). Они относятся к 154 родам (примерно 31 % от числа родов в области) и 53 семействам (51 %). В представленном списке высших растений, найденных в средневековых крепостях Ленинградской обл., цифра после латинского названия соответствует индексу крепости (см. таблицу), звездочкой обозначены культурные растений, крестиком — найденные в археологических раскопках крепостей.

Древесные растения (всего 28 видов; в том числе: Корела — 6 видов; Тиверский городок и Ивангород — по 7; Орешек, Копорье, Выборгский замок — по 11; Старая Ладога — 14 видов).

Aceraceae Juss.: **Acer negundo* L. (*3*); +*A. platanoides* L. (*2—5, 7*).

Betulaceae S. F. Gray: +*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (*3*); +*A. incana* (L.) Moench (*2, 3, 5*); +*Betula pendula* Roth (*1—7*); +*B. pubescens* Ehrh. (*3*).

Fagaceae Dumort.: *Quercus robur* L. (*7*).

Oleaceae Hoffmgg. et Link: +*Fraxinus excelsior* L. (*2, 7*).

Pinaceae Lindl.: +*Picea abies* (L.) Karst. (*6*); **P. pungens* Engelm. (*1*); +*Pinus sylvestris* L. (*1, 6*).

Rhamnaceae Juss.: +*Frangula alnus* Mill. (*6*).

Rosaceae Juss.: **Crataegus sanguinea* Pall. (*2, 3, 4*); +**Malus domestica* Borkh. (*1, 4*); +*Padus avium* Mill. (*1—3, 5*); +*Sorbus aucuparia* L. (*1—4*).

Salicaceae Mirb.: **Populus balsamifera* L. (*4*); **P.* × *berolinensis* (C. Koch) Dipp. (*1*); +*P. tremula* L. (*1, 2, 6*); +*Salix acutifolia* Willd. (*1, 3, 4, 6*); **S. alba* L. (*4*); +*S. caprea* L. (*1—7*); *Salix* sp.1 (*4*); *Salix* sp.2 (*5, 7*).

Tiliaceae Juss.: +*Tilia cordata* Mill. (*1, 3, 4*).

Ulmaceae Mirb.: +*Ulmus glabra* Huds. (2); +*U. laevis* Pall. (*3*).

Viburnaceae Rafin.: *Viburnum opulus* L. (2, *3*).

Кустарники (всего 15 видов; в том числе: Корела — 2 вида, Тиверский городок — 4, Ивангород — 5, Старая Ладога и Выборгский замок — по 8, Орешек — 9, Копорье — 11 видов).

Betulaceae S. F. Gray: +*Corylus avellana* L. (*2, 6*).

Caprifoliaceae Juss.: **Lonicera tatarica* L. (*1,* 2); *L. xylosteum* L. (*1—4, 6*).

Cupressaceae Rich. ex Bartl.: +*Juniperus communis* L. (*6*).

Fabaceae Lindl.: **Caragana arborescens* Lam. (2, *4, 7*).

Grossulariaceae DC.: *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (*1—3*); *Ribes nigrum* L. (*1—4*); **R. rubrum* L. (*1—4*).

Oleaceae Hoffmgg. et Link: **Syringa vulgaris* L. (*1—4*).

Rosaceae Juss.: **Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. (*7*); *Rosa majalis* Herrm. (*1, 3, 4*); **R. rugosa* Thunb. (2); +*Rubus idaeus* L. (*1—7*); *Spiraea salicifolia* L. (*7*).

Sambucaceae Batsch. ex Borkh.: *Sambucus racemosa* L. (*1—5, 7*).

Травянистые растения (включая кустарнички; всего 175 видов, в том числе: Копорье — 49 видов, Тиверский городок — 52, Выборгский замок — 63, Корела — 66, Орешек — 72, Ивангород — 89, Старая Ладога — 99 видов).

Apiaceae Lindl.: *Aegopodium podagraria* L. (*1—6*); *Angelica archangelica* L. (*3*); *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (*1—7*); *Carum carvi* L. (*3—6*); *Heracleum sibiricum* L. (*1—7*); **Pastinaca sativa* L. (*7*); *Pimpinella saxifraga* L. (*1—4, 6, 7*).

Asteraceae Dumort.: *Achillea millefolium* L. (*1—7*); *Anthemis tinctoria* L. (2, *7*); *Artemisia absinthium* L. (*3, 4, 7*); *A. campestris* L. (*1, 4*); *A. vulgaris* L. (1—7); *Arctium tomentosum* Mill. (*1—7*); *Carduus crispus* L. (*3—7*); *Centaurea jacea* L. (*1, 3—7*); *Cichorium intybus* L. (*7*); +*Cirsium arvense* (L.) Scop. (*1, 3—5, 7*); *Crepis tectorum* L. (*7*); *Hieracium pilosella* L. (*7*); *H. umbellatum* L. (*7*); *Lapsana communis* L. (*7*); *Leucanthemum vulgare* Lam. (*3—5, 7*); *Leontodon autumnalis* L. (*4, 5, 7*); *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. (*3—5, 7*); *Ptarmica vulgaris* Hill (*3, 7*); *Senecio vulgaris* L. (*3, 4*); *Solidago virgaurea* L. (*6*); *Sonchus arvensis* L. (*7*); *Tanacetum vulgare* L. (*3, 4,*

6); *Taraxacum officinale* Wigg. (*1—7*); *Tragopogon pratensis* L. (*3, 7*); *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz (*1, 3—7*); *Tussilago farfara* L. (*1, 3—5, 7*).

Athyriaceae Alst.: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (*1, 3, 6*).

Balsaminaceae A. Rich.: *Impatiens glandulifera* Royle (*4*); *I. noli-tangere* L. (*2, 3, 7*).

Boraginaceae Juss.: *Borago officinalis* L. (*4*); *Echium vulgare* L. (*7*); *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz (*1—3*); *M. palustris* (L.) L. (*3*); *Nonea pulla* DC. (*7*); *Symphytum asperum* Lepech. (*2*).

Brassicaceae Burnett: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*7*); *Barbarea vulgaris* R. Br. (*1, 7*); *Berteroa incana* (L.) DC. (*4, 5, 7*); *Bunias orientalis* L. (*1—5, 7*); +*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (*1, 3—5, 7*); **Hesperis matronalis* L. (*2*); *Rorippa palustris* (L.) Bess. (*1*); *Sisymbrium officinale* (L.) Scop. (*1, 3, 4, 7*).

Butomaceae Rich.: *Butomus umbellatus* L. (*3*).

Cannabaceae Endl.: *Humulus lupulus* L. (*2, 6*).

Caryophyllaceae Juss.: *Cerastium holosteoides* Fries (*7*); *Melandrium album* (Mill.) Garcke (*3, 7*); *Oberna behen* (L.) Ikonn. (*2, 3, 5—7*); *Sagina procumbens* L. (*4*); *Saponaria officinalis* L. (*5*); *Spergula arvensis* L. (*7*); *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl (*7*); +*Stellaria media* (L.) Vill. (*1—5, 7*); *S. nemorum* L. (*3*); *S. palustris* Retz. (*3*).

Campanulaceae Juss.: *Campanula glomerata* L. (*3, 5, 6*); *C. latifolia* L. (*7*); *C. persicifolia* L. (*6*); *C. rotundifolia* L. (*1, 3—7*).

Chenopodiaceae Vent.: +*Atriplex patula* L. (*4, 7*); +*Chenopodium album* L. (*1, 3—5, 7*); *C. glaucum* L. (*1, 3*); *C. rubrum* L. (*1, 3—5*).

Convallariaceae Horan.: *Convallaria majalis* L. (*6*).

Convolvulaceae Juss.: +*Convolvulus arvensis* L. (*1, 2, 4, 7*).

Crassulaceae DC.: *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (*7*); *Sedum acre* L. (*1—5, 7*).

Cyperaceae Juss.: *Carex acuta* L. (*4*); *C. hirta* L. (*1, 3*); *C. lachenalii* Schkuhr. (*1*); *C. pallescens* L. (*1*); *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. (*1*).

Equisetaceae Rich. ex DC.: *Equisetum arvense* L. (*1, 3*); *E. palustre* L. (*3*); *E. pratense* Ehrh. (*3*).

Dipsacaceae Juss.: *Knautia arvensis* (L.) Coult (*3, 5, 6*).

Ericaceae Juss.: *Vaccinium myrtillus* L. (*6*); *V. vitis-idaea* L. (*5*).

Fabaceae Lindl.: *Amoria hybrida* (L.) C. Presl (*1—7*); *A. repens* L. (*1—5, 7*); *Lathyrus pratensis* L. (*1—7*); *L. sylvestris* L. (*6, 7*); *Lotus corniculatus* L. (*7*); *Medicago lupulina* L. (*1, 3, 7*); *M. sativa* L. (*1, 3*); *Melilotus albus* Medik. (*3, 7*); *M. officinalis* (L.) Pall. (*7*); *Trifolium medium* L. (*1, 3, 4, 6*); *T. pratense* L. (*1—7*); +*Vicia cracca* L. (*1—7*); *V. sepium* L. (*1, 3, 4, 6, 7*).

Geraniaceae Juss.: *Geranium pratense* L. (*1—3, 6, 7*); *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. (*2*).

Hypericaceae Juss.: *Hypericum maculatum* Juss. (*6, 7*).

Juncaceae (L.) Roem. et Schult.: +*Juncus compressus* Jacq. (*1, 4, 5*); *J. effusus* L. (*3*).

Lamiaceae Lindl.: +*Galeopsis tetrahit* L. (*3*); +*Glechoma hederacea* L. (*3*); *Lamium album* L. (*1—7*); +*L. maculatum* L. (*3*); *Leonurus quinquelobatus* Gilib. (*1—4, 7*); +*Origanum vulgare* L. (*2*); *Prunella vulgaris* L. (*7*).

Nymphaeaceae Salisb.: *Nuphar lutea* (L.) Smith. (*5*).

Onagraceae Juss.: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (*1, 3—7*); *Epilobium montanum* L. (*3, 5*); *E. palustre* L. (*4*).

Papaveraceae Juss.: *Chelidonium majus* L. (*1, 3, 5, 7*).

Plantaginaceae Juss.: *Plantago major* L. (*1—5, 7*); *P. media* L. (*2—4*).

Poaceae Barnhart: *Agrostis tenuis* Sibth. (*2—7*); *Alopecurus pratensis* L. (*3*); +*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (*2, 3, 7*); *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth (*3*); *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Vey. et Schreb. (*3*); *Dactylis glomerata* L. (*1—7*); *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (*3, 4, 7*); *Elytrigia repens* (L.) Nevski (*1—7*); *Festuca pratensis*

Huds. (*1—7*); *F. rubra* L. (*1, 3—5, 7*); *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (*4*); +*Phleum pratense* L. (*1—7*); *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*1*); *Poa annua* L. (*1—7*); *P. compressa* L. (*1*); *P. palustris* L. (*3*); *P. pratensis* L. (*1—7*); *P. trivialis* L. (*3, 6*).

Polygonaceae Juss.: +*Rumex acetosa* L. (*1, 3, 4, 6, 7*); *R. confertus* Willd. (*7*); +*R. crispus* L. (*3, 7*); *Persicaria scabra* (Moench) Mold. (*7*); +*Polygonum aviculare* L. (*1, 3—5, 7*).

Polypodiaceae Bercht. et J. Presl: +*Polypodium vulgare* L. (*6*).

Primulaceae Vent.: *Lysimachia vulgaris* L. (*3, 5*).

Ranunculaceae Juss.: +*Ranunculus acris* L. (*1, 3, 5, 7*); +*R. repens* L. (*1—6*); *R. polyanthemos* L. (*3, 7*); *Thalictrum aquilegifolium* L. (*3*).

Rosaceae Juss.: *Alchemilla baltica* Sam. ex Juz. (*1, 3—6*); *A. glaucescens* Wallr. (*7*); *A. gracilis* Opiz (*1, 3*); *A. hirsuticaulis* Lindb. fil. (*7*); *A. monticola* Opiz (*2, 7*); +*Fragaria vesca* L. (*1—3, 5*); +*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (*3—5*); *Geum rivale* L. (*1, 3*); *G. urbanum* L. (*1—3, 5*); *Potentilla anserina* L. (*1, 3—7*); *P. argentea* L. (*2—5, 7*); *P. norvegica* L. (*7*).

Rubiaceae Juss.: *Galium album* Mill. (*1—7*); *G. aparine* L. (*4*); *G. palustre* L. (*4*); *G. verum* L. (*3, 5, 7*).

Scrophulariaceae Juss.: *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli (*5*); *E. stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm. (*3*); *Linaria vulgaris* Mill. (*1—3, 5, 7*); +*Melampyrum nemorosum* L. (*5*); *Scrophularia nodosa* L. (*3, 6, 7*); *Verbascum thapsus* L. (*3*); *Veronica chamaedrys* L. (*1—3, 6, 7*); *V. spicata* L. (*7*).

Solanaceae Juss.: *Hyoscyamus niger* L. (*3*).

Urticaceae Juss.: +*Urtica dioica* L. (*1—7*); *U. urens* L. (*3*).

Valerianaceae Batsch: *Valeriana officinalis* L. (*1—3, 5—7*).

Violaceae Batsch: *Viola tricolor* L. (*6*).

Примечание. Помимо растительных остатков, определенных в археологическом материале до вида и приведенных в списке, в литературе отмечается нахождение пыльцы растений родов *Alchemilla*, *Artemisia*, *Carex*, *Epilobium*, *Potentilla*, *Trifolium* в крепости Корела (Vuorela et al., 1992) и многочисленных мешочков *Carex* sp. в Старой Ладоге (Петров, 1945), а также пыльцы семейств *Chenopodiaceae*, *Ericaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae* (Vuorela et al., 1992).

Обнаруженные 218 видов высших растений распределены по крепостям следующим образом: Тиверский городок — 63, Копорье — 71, Корела — 74, Выборгский замок — 82, Орешек — 92, Ивангород — 101, Старая Ладога — 121 вид.

Систематическое многообразие (среднее число видов в роде) флоры крепостей, равное 1.4, почти в 2 раза меньше, чем в целом в Ленинградской обл. Наиболее представлены на территории крепостей семейства *Asteraceae* (26 видов), *Rosaceae* (21), *Poaceae* (18), *Fabaceae* (14). Затем идут *Caryophyllaceae* (10), *Brassicaceae* (8), *Scrophulariaceae* (8), *Apiaceae* (7), *Lamiaceae* (7), *Cyperaceae* (5). На долю этих 10 семейств приходится более половины (56.0 %) общего числа видов, а первые 3 семейства включают в себя почти треть (28.9 %) видового состава.

Большинство найденных видов (196, или 89.9 %) являются представителями дикорастущей аборигенной флоры. Культурных растений найдено 15 видов. К дичающим интродуцентам («беглецы из культуры») относятся 3 вида (1.4 %) травянистых растений (*Impatiens glandulifera*, *Hesperis matronalis*, *Pastinaca sativa*), к недичающим интродуцентам — 12 видов (5.5 %) деревьев и кустарников; непреднамеренно занесенных адвентивных растений — 10 (5.7 %). Расположение ведущих семейств в группе дикорастущих растений крепостей совпадает с порядком распределения всех семейств и несколько отличается от порядка распределения семейств в естественных областях Бореальной флористической области, в том числе в Ленинградской обл. (Миняев, Шмидт, 1983), но довольно близко к таковому в городской флоре высших растений Санкт-Петербурга (Игнатьева, 1994).

Среди найденных 28 видов деревьев (17 родов, 11 семейств), 15 видов кустарников (12 родов, 8 семейств) и 175 видов травянистых растений (125 родов, 39 семейств).

Видовой состав деревьев в крепостях наиболее представлен местными видами — *Betula pendula* (100 экз.), *Pinus sylvestris* (50), *Salix caprea* (47), *Padus avium* (39), *Sorbus aucuparia* (36), *Populus tremula* (34). В основном это деревья I—II класса возраста, крупные взрослые деревья встречаются единично (исключение составляет Тиверский городок, расположенный в смешанном лесу). Поросль деревьев приурочена большей частью к стенам крепостей. Обычно они растут у стен, но иногда поселяются на самих стенах и даже в щелях вертикальных поверхностей. Особенно часто здесь встречаются березы. Кроме них на стенах поселяются *Acer platanoides*, реже *Pinus sylvestris*, *Crataegus sanguineus*, *Padus avium*, *Populus tremula*, *Salix acutifolia*, *S. caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Viburnum opulus*. Поселяясь на стенах и разрушая их, эти 12 видов деревьев причиняют много хлопот реставраторам и работникам крепостей. Большинство древесных видов относится к местной флоре, но *Acer negundo*, *Picea pungens*, *Populus balsamifera* являются интродуцентами из Северной Америки. Часть деревьев высажена с декоративными целями (*Picea pungens* в Орешке у памятника народовольцам; аллея, ведущая к собору, из *Fraxinus excelsior* в Копорье на месте бывшего кладбища; *Tilia cordata*, *Populus balsamifera* как элементы озеленения музейного комплекса в Выборге).

Поражает однообразие видового состава кустарников для всех изученных оборонительных сооружений. Некоторые из растений были высажены с декоративными целями, причем еще в прошлом веке. На архивных фотографиях Шлиссельбургской крепости конца XIX—начала XX в. хорошо видны *Caragana arborescens*, *Syringa vulgaris*. Некоторые плодовые кустарники могли сохраниться из огородов крепости (*Ribes nigrum*, *R. rubrum* в Орешке). Плодовые кустарники — крыжовник, смородина красная и черная, плодоносят так же, как и бузина. На территории крепостей кустарники приурочены в основном к участкам вдоль стен, но часто забираются и на сами стены, особенно *Sambucus racemosa*, реже *Grossularia reclinata*, *Lonicera xylosteum*, *L. tatarica*, *Ribes nigrum*.

Среди травянистых растений (включая кустарнички *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*) преобладают виды семейств *Asteraceae* (26), *Poaceae* (18), *Fabaceae* (13), *Rosaceae* (12), *Caryophyllaceae* (10), *Brassicaceae* (8), *Scrophulariaceae* (8), *Apiaceae* (7), *Lamiaceae* (7), *Cyperaceae* (5), *Chenopodiaceae* (4). Многолетние травянистые растения составляют 125 видов (71.4 % трав), однолетники и одно-двулетники представлены 50 видами (28.6 %). Это говорит о довольно устойчивых многолетних сообществах, сформировавшихся на территории крепостей, и опровергает точку зрения В. А. Петрова (1945 : 49), изучавшего археологический растительный материал Земляного городища Старой Ладоги, о том, что в этих условиях должны более развиваться однолетники. На городских территориях в средневековых крепостях этого не наблюдается. Наоборот, формируется довольно устойчивый комплекс растений, известных из раскопов IX—XV вв. и сохранившихся до наших дней (*Chenopodium album*, *Rumex acetosa*, *Urtica dioica* и др.). Таких растений найдено в настоящее время 45 видов (25.7 %), среди них травянистых — 25 (14.3 %). Подтверждает это сравнительный анализ современной флоры и списка высших растений, известных из раскопов (данные карпологического, спорово-пыльцевого, дендрологического анализов) (Петров, 1945; Кирьянов, 1959; Колчин, Черных, 1977; Кирьянова, 1992; Vuorela et al., 1992; Taavitsainen et al., 1994; Черных, 1996). Коэффициент общности Съеренсена—Чекановского для исторической флоры крепостей (учтены только определенные до вида растения, их известно из раскопов 58) и современной флоры равен 38.6 %.

Современное распределение видов в крепостях по характерным местообитаниям полностью соответствует приведенным выше археологическим данным, учитывая видовое разнообразие и количество экземпляров растительных остатков из раскопов.

В средневековых крепостях Ленинградской обл. в целом преобладает группа рудеральных растений (114 видов, или 65.1 %), многие из которых известны из раскопок (*Urtica dioica*, *Lamium maculatum*, *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Ranunculus repens* и др.) (Петров, 1945; Кирьянов, 1959). Как отмечает Ю. Д. Гусев

(1968), становление рудеральной флоры на территории современной Ленинградской обл. относится ко времени появления здесь первых поселений человека в неолите, и в настоящее время она представлена 350 видами (около 27 % флоры области). За последние 200 лет она стала богаче видами, но основная часть растительной массы подавляющего большинства рудеральных ценозов составляют растения, произраставшие здесь ранее (Гусев, 1968). Так, среди 175 видов травянистых растений, найденных в крепостях, только 10 видов (5.7 %) отмечаются как адвентивные для Ленинградской обл.: 3 вида, по-видимому, появились в XVIII в. (*Berteroa incana*, *Bunias orientalis*, *Sisymbrium officinale*), 5 — в первой половине XIX в. (*Hesperis matronalis*, *Medicago lupulina*, *M. sativa*, *Saponaria officinalis* , *Tragopogon pratensis*), 2 (*Symphytum asperum*, *Lepidotheca suaveolens*) — во второй половине XIX в. (Гусев, 1968). Данные анализа растительных остатков раскопок в Новгороде (Кирьянов, 1959), где были найдены остатки *Bromopsis inermis* в культурных слоях XI—XII вв., *Convolvulus arvensis* — в слоях XV в., заставляют сомневаться в том, что эти растения появились на территории Ленинградской обл. лишь в первой половине XIX в. (Гусев, 1968). В исследованных крепостях рудеральные растения представлены видами семейств *Asteraceae* (25), *Poaceae* (13), *Brassicaceae* (7), *Fabaceae* (8) и др. Заметно преобладание многолетних видов над малолетниками, однолетников больше, чем двулетников, что подтверждает мнение Петрова (1945).

К рудеральной флоре относятся растения развалин и стен. На стенах крепостей и развалинах построек найдено 54 вида травянистых растений, из них 12 встречаются наиболее часто. Это — *Achillea millefolium*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Amoria repens*, *Campanula rotundifolia*, *Festuca rubra*, *Fragaria vesca*, *Galium album*, *Oberna behen*, *Poa pratensis*, *Sedum acre*, в сырых местах *Valeriana officinalis*. Сплошной покров на вытаптываемых участках по дорожкам и вблизи жилищ образуют *Polygonum aviculare*, *Poa annua*, *Plantago major*, *Taraxacum officinale*, *Amoria repens*. В щелях покрытия дорожек и замощенного двора в Выборгском замке растут *Poa annua*, *Plantago major*, *Lepidotheca suaveolens*, *Taraxacum officinale*, *Stellaria media*, *Sagina procumbens*. На местах археологических раскопов, там, где идет зарастание почвы, обычны *Cirsium arvense*, *Aegopodium podagraria*, *Chamaenerion angustifolium*, *Arctium tomentosum*. Преобладание рудеральных растений согласуется с историческими данными В. В. Яковлева (1995) о том, что в средневековых крепостях специально оставляли пустые места, служившие жителям убежищем при нашествии неприятеля.

Значительная роль прибрежных растений (19 видов, или 10.9 %), а также луговых (23 вида, или 13.1 %) связана с особенностями местоположения крепостей, приуроченных к берегам рек. Лесных видов всего 12 (6.9 %), опушечных — 9 (5.1 %). Присутствие их связано, как правило, с первоначальным лесным ландшафтом (*Vaccinium vitis-idaea* у стен крепости Корела) либо с расположением самой крепости в лесу (*Convallaria majalis*, *Lathyrus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus* в Тиверском городке).

По хозяйственному значению на первом месте находится группа сорно-рудеральных растений (68 видов, или 38.9 %), затем лекарственных (47, или 26.9 %), кормовых (35, или 20.0 %), декоративных (36, или 20.6 %), пищевых (31, или 17.7 %), технических (28, или 16.0 %), медоносных (21, или 12.0 %), ядовитых (8, или 4.6 %). Интересно, что роль кормовых и декоративных растений одинакова. По-видимому, это говорит о стремлении людей, живших в крепостях, не только к утилитарному использованию растений (заготовка сена, фуража, его хранение), но и о заботе по благоустройству территорий. Косвенно это подтверждают исторические планы крепостей. Например, на плане Шлиссельбургской крепости 1740 г. (РГВИА. Ф. 349. Оп. 44. Д. 119, 120) отмечены комендантский сад (Д. 119) и раскрашенный разными красками цветник (Д. 120), а на карте 1837 г. (РГВИА. Ф. 349. Оп. 44. Д. 244) указано 115 экземпляров деревьев и кустарников. Следует отметить, что некоторые из найденных декоративных видов были введены в культуру в XVIII—XX вв. (*Syringa vulgaris*, *Hesperis matronalis*, *Caragana arborescens*, *Picea pungens*, *Acer negundo*, *Populus balsamifera*, *P. × berolinensis*, *Lonicera tatarica*).

Среди пищевых растений можно отметить древесные: *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Malus domestica*, причем археологические находки остатков яблок в Новгороде известны в культурных слоях X в. (Кирьянов, 1959); кустарники: *Ribes nigrum* (введен в культуру в средние века, для России впервые упоминается в XI в.), *R. rubrum* (в культуре с XV в.), *Grossularia reclinata* (на Руси уже в XI в. разводили в садах) (Вехов и др., 1978), *Corylus avellana* (остатки плодов найдены в Старой Ладоге в слоях IX—X вв.) (Петров, 1945), а также *Rubus ideus*. О большом количестве малины в Ладоге писал известный путешественник XVII в. Адам Олеарий (1906). В настоящее время в крепостях обнаружены травы, употреблявшиеся в пищу в средние века. Так, крапива использовалась как пищевое растение еще в IX—X вв., на что указывает многочисленный семенной материал в местах, рассматриваемых археологами как следы мест общественного пользования (Петров, 1945). Русское название *Chamaenerion angustifolium* — «Копорский чай», данное по названию местности, указывает на давнее использование этого растения в пищевых целях (Берзон, 1991). (Попутно следует отметить, что название крепости Орешек вряд ли возникло из-за произрастания на нем лещины, поскольку три острова, соединенные затем воедино, первоначально были топкими и заливались весной водой). Петров (1945) указывает на нахождение в Старой Ладоге в культурных слоях IX—X вв. большого количества семян морошки, голубики, брусники, которые собирались, скорее всего, в окрестностях. Это позволяет нам косвенно реконструировать исторический ландшафт окрестностей, связанный со сфагновыми болотами и сосновыми лесами.

Из технических растений можно отметить используемые при дублении кож виды *Salix*, *Rumex*, крашении шерсти — *Hypericum maculatum*, *Equisetum arvense*, пивоварении — *Humulus lupulus*. Семена *H. lupulus* были найдены в Старой Ладоге в слоях X в. М. Аалто и X. Хейнойоки (1997).

Медоносные растения (*Tilia cordata*, *Chamaenerion angustifolia* и др.) играли важную роль в средневековье. Еще в X в. в нашей стране, которую в соседних государствах называли «медоточивой страной», было широко развито пчеловодство, и мед был одним из важных предметов экспорта (Флора..., 1961 : 172).

Таким образом, ботанико-археологическое изучение показывает, что современная флора средневековых крепостей Ленинградской обл. сформирована в основном из рудеральных видов (65.1 % видов) и прослеживается начиная с IX—X вв. Полученные данные позволяют более достоверно реконструировать исторические ландшафты средневековых крепостей и их окрестностей.

Выражаю глубокую благодарность за помощь в определении ряда высших растений Т. В. Егоровой, Л. И. Крупкиной, Н. Н. Цвелеву, а также археологам А. Н. Кирпичникову, О. И. Богуславскому, А. В. Плохову, Н. Б. Черных, сотрудникам Староладожского музея-заповедника Н. И. Милютенко, Л. И. Назаровой, Г. М. Николаи, сотрудникам Музея истории С.-Петербурга С. И. Афанасьеву, Г. П. Игнатьевой, а также сотруднице РГВИА (Москва) Т. Ю. Бурмистровой за помощь в работе и ценные консультации.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-06-80379 «Комплексное ботанико-археологическое изучение крепостей Северо-Запада России»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аалто М., Хейнайоки Х. Растительность и окружающая среда Старой Ладоги в эпоху викингов // Древности Поволховья. СПб., 1997. С. 31—41.

Авдусин Д. А. Археология СССР. М., 1977. 272 с.

Берзон Г. З. Дикорастущие съедобные растения. Л., 1991. 72 с.

Вехов В. Н., Губанов И. А., Лебедева Г. Ф. Культурные растения СССР. М., 1978. 336 с.

Главнейшие дикорастущие пищевые растения Ленинградской области. Л., 1942. 102 с.

Гришина Л. И., Файнштейн Л. А., Великанова Г. Я. Памятные места Ленинградской области. Л., 1973. 424 с.

Громов В. Л., Потемкин Л. П., Шаскольский И. П. Приозерск. Л., 1963. 147 с.
Гусев Ю. Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1569—1578.
Игнатьева М. Е. Флора озелененных территорий Санкт-Петербурга // Бюл. ГБС. 1994. Вып. 169. С. 31—35.
Кирпичников А. Н. Отчеты о раскопках древнего Орешка за 1968—1970 гг. Рукописи. Место хранения — Рукописный архив Института истории материальной культуры РАН (С.-Петербург).
Кирпичников А. Н. Каменные крепости Новгородской земли. Л., 1984. 276 с.
Кирьянов А. В. История земледелия Новгородской земли X—XV вв. (по археологическим материалам) // Материалы и исследования по археологии СССР. 1959. № 65. С. 306—362.
Кирьянова Н. А. Сельскохозяйственные культуры и системы земледелия в лесной зоне Руси XI—XV вв. М., 1992. 162 с.
Колчин Б. А., Черных Н. Б. Дендрохронология Восточной Европы. М., 1977. 128 с.
Кормовые растения СССР. М.; Л., 1950. Т. 1; 1951. Т. 2; 1956. Т. 3.
Курбатов А. В. Археологическая реконструкция застройки Большого Бояршего города в Ивангородской крепости (раскоп I) // Крепость Ивангород. Новые открытия. СПб., 1997. С. 86—123.
Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 6. С. 23—30.
Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2. Изменение лихенофлоры за 270 лет // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 7. С. 55—72.
Малышева Н. В. Лишайники территории музея-заповедника «Петропавловская крепость» (Санкт-Петербург) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 43—57.
Мальцев А. И. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. М.; Л., 1962. 271 с.
Мавродин В. В. Северо-запад России в VIII—XVIII вв. Образование Петербургской губернии // Ленинградская область. Исторический очерк. Л., 1986. С. 9—41.
Миняев Н. А., Шмидт В. М. Высшие растения (без мохообразных) // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л., 1983. С. 81—84.
Овсянников О. В. Копорье. Историко-архитектурный очерк. Л., 1976. 120 с.
Олеарий А. Описание путешествия в Московию и через Московию в Персию и обратно. СПб., 1906. 582 с.
Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л., 1981. 376 с.
Петров В. А. Растительные остатки из культурного слоя Старой Ладоги (IX—X век) // Краткие сообщ. Ин-та истории материальной культуры. 1945. Вып. 11. С. 42—45.
Полезные и вредные растения Ленинградской области / Под ред. Ал. А. Федорова. Л., 1970. 190 с.
Сорные растения СССР. Руководство к определению сорных растений СССР. Л., 1935. Т. 1—3.
Струков Н. СорнякиЛенобласти и меры борьбы с ними. Л., 1934. 84 с.
Тюленев В. А. Отчет о раскопках в г. Выборге и разведке в Выборгском районе Ленинградской области в 1984 году. Л., 1985. 18 с. Рукопись хранится в Рукописном архиве Ин-та истории материальной культуры РАН (С.-Петербург).
Тюленев В. А. Изучение старого Выборга. СПб., 1995. 83 с.
Флора Ленинградской области. Л., 1955. Вып. 1; 1957. Вып. 2; 1961. Вып. 3; 1965. Вып. 4.
Цвелев Н. Н. Флористические новинки в Ленинградской области // Новости сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 278—284.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Черных Н. Б. Дендрохронология и археология. М., 1996. 216 с.
Экологический атлас Санкт-Петербурга. СПб., 1992. 11 листов.
Яковлев В. В. История крепостей. СПб., 1995. 312 с.
Santesson R. The lichens and lichenocolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.
Taavitsainen J.-P., Ikonen L., Saksa A. On early agriculture in the archipelago of Lake Ladoga // Fennoscandia archeologica. 1994. N 11. P. 29—39.
Vuorela I., Saksa A., Lempiainen T., Saarnisto M. Pollen and macrofossil data on deposits in the wooden fortress of Kakisalmi, dated to about 1200—1700 // Ann. Bot. Fennici. 1992. Vol. 29. P. 187—196.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 XII 1997

SUMMARY

The higher plants and lichens were studied in seven medieval fortresses in the north-west Russia (Oreshek, Kopor'ie, Staraya Ladoga, Vyborg, Korela, Tiverskiy gorodok, Ivangorod). 218 species of higher plants and 87 species of lichens were found. Analysis of the plant and lichen distribution, ecological groups, economic importance and comparison with archaeological data (IX—XV cc.) were given. The inverse correlation between lichen number and the thickness of the cultural layer is discovered. The possibility of lichen indication in archaeology is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263

© Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. IX. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *AGLOË* (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. IX. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMYDOMONAS* OF THE *AGLOË*-GROUP (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

Неделящиеся ядра исследованных видов имеют диаметр 4.0—4.5 мкм, яйцевидную форму и сложный хромоцентрический тип организации. Особенности митоза обусловлены появлением в метафазе слабо окрашивающегося вещества, формированием в нем очень компактной хромосомной пластинки и едва различимого веретена, а в анафазе — отчетливого межзонального веретена. Кариотип (n = 7 у *Chlamydomonas radiata* и n ~ 8 у *C. philotes*) состоит из мелких, различающихся по форме хромосом.

Ключевые слова: митоз, *Chlamydomonas*, *Chlorophyta*.

По классификации H. Ettl (1983) группа *Agloë* — одна из 9 групп в составе рода *Chlamydomonas*. Она объединяет около 30 видов. Клетки видов этой группы содержат пристенный Н-образный сплошной или рассеченный хлоропласт и расположенный в его перемычке центральный пиреноид. Ядро лежит в задней части клетки под пиреноидом. Ранее кариологически был обследован только один вид *C. chlamydogama* (Bold, 1949; Buffaloe, 1958) (приведены сведения о числе хромосом).

Настоящая статья продолжает серию работ, посвященных сравнительно-кариологическому изучению одноклеточных зеленых водорослей, к числу которых относятся и хламидомонады. Цель данного исследования — описание последовательных фаз митоза и их характерных особенностей у двух представителей группы *Agloë* — *C. radiata* и *C. philotes*.

Материал и методика

Объектами проведенного исследования стали штамм 47.72 *C. radiata* Deason et Bold и штамм 11.53 *C. philotes* Lewin (= *C. mexicana* Lewin) из коллекции водорослей Геттингенского университета, любезно предоставленные д-ром U. Schlösser. Низкое качество фиксации *C. philotes* не позволило изучить его митоз в деталях.

Подробно способы выращивания материала (на агаризованной среде М 12), подготовки к фиксации (относительная синхронизация ядерных делений посредством регулирования светового режима), фиксации и окраски (для светового микроскопа — хром-уксусная смесь в соотношении 100:1 и гематоксилин Гарриса; для электронного — глутаровый альдегид на жидкой среде М 12 и осмиевая кислота) изложены ранее (Седова, 1998а). Неделящиеся ядра исследовались в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом.

Результаты и обсуждение

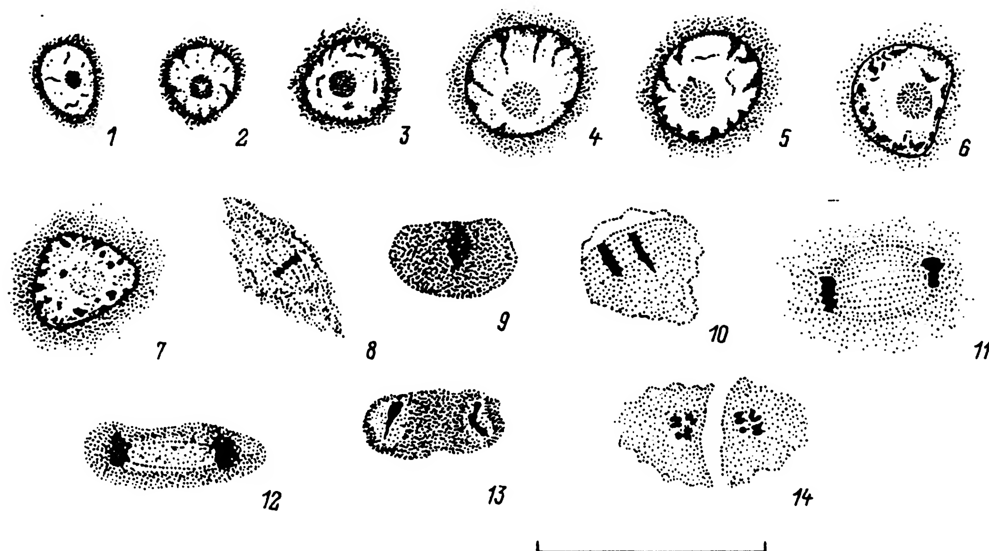
Ядра диаметром 4.0—4.5 мкм у *C. radiata* и около 4.0 мкм у *C. philotes* имеют яйцевидную форму (см. рисунок, *1*). Единственное ядрышко располагается в центре ядра у *C. radiata* и смещено к периферии у *C. philotes*. Ультраструктурное исследование ядра показало, что конденсированный хроматин представлен периферическим скоплением (на срезах — в виде очень тонкого, едва различимого, сильно рассеченного ободка) и рассеянными по нуклеоплазме немногочисленными мелкими глыбками. Согласно разработанной нами классификации (Седова, 1989), такие ядра следует относить к сложному хромоцентрическому типу организации.

При переходе к делению ядро у *C. radiata* перемещается в среднюю часть клетки к одной из латеральных клеточных стенок, у *C. philotes* остается лежать под пиреноидом, в обоих случаях увеличиваясь в размерах.

Во время профазы форма ядра изменяется до неправильно округлой, округло-треугольной. Ядрышко становится крупнее и постепенно теряет способность окрашиваться. К концу профазы оно исчезает. Хроматин постепенно конденсируется и концентрируется преимущественно на периферии ядра (см. рисунок, *2*—*7*).

В метафазе ядро теряет четкие контуры, что, очевидно, связано с преобразованием ядерной оболочки. В особой области слабо окрашивающегося вещества появляются конусовидное, слабо различимое веретено, длинная ось которого у *C. radiata* параллельна длинной оси клетки, а у *C. philotes* — перпендикулярна, и компактная экваториальная пластинка без четкой дифференциации на индивидуальные хромосомы (см. рисунок, *8*, *9*). Более благоприятной для целей подсчета числа хромосом у *C. radiata* оказалась метафаза следующего деления (см. рисунок, *14*). Кариотип состоит из мелких хромосом (n = 7), одна из них точкообразная, а остальные — короткие палочки. У *C. philotes* подсчет хромосом проводился в метафазе первого деления. Кариотип этого вида состоит из мелких хромосом (n ~ 8), различающихся по форме (3 точкообразные и 5 палочковидных).

В анафазе сестринские хромосомы собираются в плотные, плоские группы и расходятся в противоположные стороны. Одновременно происходит постепенное формирование межзонального веретена (см. рисунок, *10*, *11*). Группы сестринских



Митоз *Chlamydomonas radiata*.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

хромосом становятся очень компактными, межзональное веретено дезинтегрируется, но контуры его еще сохраняются (см. рисунок, *12*, *13*).

В телофазе начинается реконструкция сестринских ядер и их сближение (см. рисунок, *14*, *15*). Межзональное веретено исчезает. После завершения цитокинеза ядра лежат вблизи клеточной перегородки.

Вслед за первым делением может последовать второе. Оно протекает в сестринских клетках синхронно. Сколько-нибудь существенных различий между первым и вторым митотическими делениями не обнаружено. У *C. radiata* отмечаются различия в степени компактности метафазных пластинок первого и второго деления.

Пиреноид в начале митоза (обычно в ранней профазе, иногда несколько позднее) исчезает и вновь появляется в сестринских клетках до их выхода из материнской клетки.

Как следует из изложенного, кариологические характеристики *C. radiata* и *C. philotes* имеют черты не только сходства, но и различия. В частности, ядра занимают одинаковое, соответствующее диагнозу видов из группы *Agloë* (Ettl, 1983) положение в вегетативных клетках. Однако при переходе к делению в одном случае (*C. philotes*) локализация ядра сохраняется прежней, а в другом (*C. radiata*) — изменяется.

Ядра исследованных видов принадлежат к одному сложному хромоцентрическому типу организации, своеобразие которого состоит в сильной фрагментации очень узкого хроматинового ободка. Некоторые из его фрагментов приобретают вид мелких разрозненных скоплений хроматина. Организацию ядер с таким ободком правильнее рассматривать как промежуточную между простым и сложным типами (Седова, 1989).

Между митозами *C. radiata* и *C. philotes* различий не обнаружено. В обоих случаях, как и у *C. yellowstonensis* (группа *Sphaerella*) (Седова, 1998а), не удалось выявить характерного для профазы скопления хроматина в виде клубка, присущего представителям групп *Pleiochloris* и *Amphichloris* (Седова, 1998б, в). Возможно, этот этап профазы столь непродолжителен, что практически не встречается в препаратах. К другой особенности митоза следует отнести расположение метафазных хромосом в окрашивающейся зоне, что косвенно свидетельствует о сохранении ядерной оболочки. Аналогичного вида метафаза описана нами и у *C. yellowstonensis*. Частичное или полное исчезновение оболочки ядра, как правило, сопровождается появлением характерной светлой зоны. Только дополнительные ультраструктурные исследования метафазы могут дать более точные сведения о поведении ядерной оболочки. К перечисленному выше следует добавить происходящее рано в телофазе распадение межзонального веретена и наступающее вслед за этим сближение сестринских ядер.

Сопоставление кариотипов 2 исследованных видов с кариотипом *C. chlamydogama*, по литературным данным, показывает, что они почти не различаются по числу хромосом: у *C. radiata* n = 7, у *C. philotes* n ~ 8, у *C. chlamydogama* по одним данным (Bold, 1949) n = 7, 2n = 14, по другим (Buffaloe, 1958) — n ~ 8.

Последующее кариологическое исследование видов из других групп *Chlamydomonas* позволит установить, какие из выявленных особенностей характеризуют исключительно группу *Agloë*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas yellowstonensis* группы *Sphaerella* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 50—53.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Pleiochloris* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 8. С. 43—46.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VIII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Amphichloris* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998в. Т. 83. № 10. С. 32—35.

Bold H. Some cytological aspects of *Chlamydomonas chlamydogama* // Amer. J. Bot. 1949. Vol. 36. N 10. Suppl. P. 795.

Buffaloe N. D. A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas* // Bull. Torrey Bot. Club. 1958. Vol. 85. N 3. P. 157—178.

Ettl H. Chlorophyta I. // Süsswasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 I 1998

SUMMARY

Karyology of *Chlamydomonas radiata* and *C. philotes* (group *Agloë*) was studied. The non-mitotic ovoid nucleus with a single compact nucleolus is located in the posterior area of the cell. Diameters of nuclei are 4.0 to 4.5 μm in *C. radiata* and about 4 μm in *C. philotes*. The condensed chromatin is scattered anywhere in the nucleoplasm being more concentrated in the vicinity of the nuclear envelope where it forms a discontinuous ring (a complex chromocentric type of the nuclear organization). The mitosis follows the normal pattern although the details show some specific features. Prior to the division the nucleus of *C. radiata* migrates to the middle portion of the cell, while in *C. philotes* it does not move. During prophase the nucleus changes its shape. The nucleolus gradually increases in size, loses its stainability and finally disappears. The chromatin condenses into chromosomes. At the metaphase, the nucleus completely loses its sharp outline and the faintly-stained substance appears. The indistinct taper spindle is formed. The longitudinal axes of the spindle and the cell are oriented parallel (*C. radiata*) or perpendicular (*C. philotes*) to each other. The small dot-like or short rod-like chromosomes (in *C. radiata* n = 7, in *C. philotes* n ≈ 8) are organized in the equatorial plate. In *C. radiata*, in contrast to *C. philotes*, the metaphase plate of first division is visible as a mass with no distinct individual chromosomes. The chromosome number was counted at the metaphase of the second division. The karyotypes both within and between the investigated species show differences in size and shape of the chromosomes. At the onset of anaphase the interzonal spindle is developed between the groups of sister chromosomes. During telophase the interzonal spindle collapses and the newly formed sister nuclei approach each other. In non-dividing cells the remarkable pyrenoid is located above the nucleus. At the early or sometimes mid-prophase it disappears.

УДК 582.272.46:58.03:578.088.5

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© **М. В. Макаров, Г. М. Воскобойников**

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОЙ РАДИАЦИИ НА СПОРЫ *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*)

M. V. MAKAROV, G. M. VOSKOBOINIKOV. IMPACT OF ULTRAVIOLET RADIATION ON SPORES OF *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*)

Изучалось влияние ультрафиолетовой части солнечного света (УФ) интенсивностью 0.1—1.2 Вт/м^2 на выход и жизнеспособность спорового материала *Laminaria saccharina*. Показано, что УФ-А (320—400 нм) не оказывает какого-либо воздействия на выход спор, их прорастание. УФ-Б (280—320 нм) в высоких дозах 0.9—1.2 Вт/м^2 стимулирует выход спор из спорогенной ткани, что объясняется гибелью парафиз под воздействием этого фактора и выбросом в окружающую среду спорового материала. Замедление или остановка движения, оседание спор под воздействием УФ-Б не означает подавления их жизнеспособности. Длительное (24 ч) воздействие высоких интенсивностей УФ-Б является альтерирующим фактором для подвижных спор. При воздействии УФ-Б интенсивностью 1.2 Вт/м^2 в течение 24 ч на осевшие споры образования трубки у последних не происходит. Высказывается предположение о стимулирующей роли УФ-Б для выхода спор в зимне-весенний период (при температуре воды 1—2 °С) и ингибирующей — для осевших спор, открытых для попадания высоких доз УФ-Б.

Ключевые слова: ультрафиолетовая радиация, спорогенез ламинарии.

На формирование и выход спор ламинариевых водорослей, на их функциональные свойства и дальнейшее развитие оказывают влияние различные факторы внешней среды. В работах E. Schreiber (1930), T. Kaneko (1972), J. Kain (1975), Ю. Е. Петрова (1977), Т. Н. Крупновой (1984), В. Н. Макарова (1987), Г. М. Воскобойникова и А. Н. Камнева (1991) и других авторов показано, что различные факторы (температура, освещенность, соленость воды, плотность посева), действуя с разной интенсивностью и продолжительностью, могут осуществлять как стимулирующее, так и повреждающее действие на эти процессы.

Цель представляемой работы — исследование влияния ультрафиолетовой радиации на выход и жизнеспособность спор ламинарии. Воздействие ультрафиолетового излучения водоросли ощущают на разных стадиях онтогенеза, в том числе и на стадии спорогенеза. Данные сведения особенно интересны в связи с наблюдаемым в последние годы процессом увеличения количества ультрафиолетовой радиации, достигающей поверхности Земли. Результаты имеют и чисто практическое значение в связи с развитием работ по культивированию ламинариевых водорослей.

Материал и методика

Для экспериментов отбирали двухгодичные талломы *Laminaria saccharina* (L.) Lamour со зрелыми спороносными пятнами с глубины 2—5 м в губе Дальнезеленецкой Баренцева моря в октябре 1997 г.

Исследование проводили в лабораторных условиях при температуре +10 °С, освещении люминесцентными лампами и ультрафиолетовыми лампами UV-A 340 (Phillips). Интенсивность люминесцентного света была постоянной (10 Вт/м^2), ультрафиолетового — в зависимости от задач опыта колебалась от 0.1 до 1.2 Вт/м^2. При постановке экспериментов использовали плексиглас, пропускающий ультрафиолетовые лучи УФ-А и УФ-Б, а также фотосинтетически активную радиацию (ФАР); пленку Mylar, пропускающую УФ-А и ФАР, и стекло, пропускающее только ФАР. Продолжительность опытов определялась их характером и составляла от 1 до 24 ч.

При проведении опытов по влиянию ультрафиолетового излучения (далее УФ) на выход спор высечки спорогенной ткани помещали в чашки Коха с морской водой под УФ различной интенсивности. Для равномерного освещения обеих поверхностей высечек воду постоянно перемешивали с помощью магнитных мешалок.

Для изучения влияния УФ на подвижность и жизнеспособность спор последние выделяли по методике, описанной ранее (Макаров, 1987). Полученную суспензию разводили до концентрации 1 000 000 кл./мл, разливали по бакпечаткам или чашкам Петри, на дно которых укладывали предметные стекла. Экспериментальный материал помещали под источники ультрафиолетового света. В контрольном варианте чашки Петри накрывали стеклом для отсечения УФ радиации. Для контроля за подвижностью спор каждые 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12 и 24 ч отбирали пробы воды для подсчета подвижных и неподвижных спор в поле зрения светового микроскопа. Для удобства описания состояния клеток определяли три уровня их подвижности: высокий (контроль), низкий и нулевой.

Предметные стекла с закрепившимися спорами, которые были подвергнуты ранее воздействию вышеупомянутых факторов, помещали в чашки Петри со свежей морской водой на 2—4 недели. Смену воды и наблюдения за развитием спор осуществляли ежедневно.

Из-за ограничения в технических условиях исследование влияния УФ на подвижные споры осуществляли раздельно для интенсивностей облучения 0.1—0.5 и 0.6—1.2 Вт/м^2, используя каждый раз свежую суспензию спор.

Для изучения влияния УФ на эмбриоспоры предметные стекла с только что осевшими спорами помещали в свежую морскую воду и выставляли в чашках Петри в экспериментальные условия, описанные выше, на 12 и 24 ч.

Морскую воду для экспериментов предварительно фильтровали и стерилизовали в термостате в течение 2 сут при температуре 60 °С, после чего охлаждали до +7—9 °С.

Результаты

Влияние УФ-Б на выход спор из спорогенной ткани

При интенсивности УФ-Б 1.2 Вт/м^2 выход спор из ткани начинался через 4 ч после начала эксперимента. Через 6 ч число вышедших спор достигало 10—12 в поле зрения, более половины из них были неподвижны, имели округлую форму. При интенсивностях 0.6 и 0.9 Вт/м^2 и том же временно́м воздействии число вышедших спор было значительно меньшим, а при 0.1 Вт/м^2 и в контрольном варианте (без воздействия УФ) выход спор не отмечался. Через 10 ч эксперимента наблюдался активный выход спор при интенсивности УФ-Б от 0.6 до 1.2 Вт/м^2. Большинство вышедших спор было неподвижно. При этих интенсивностях УФ-Б в воде наряду со спорами обнаруживались спорангии с лопнувшими оболочками, состоящие из плотно уложенных спор, обрывки оболочек, в единичных случаях — целые спорангии. После воздействия УФ-Б интенсивностью 0.6—1.2 Вт/м^2 в течение 24 ч на спорогенную ткань подвижных спор в окружающей среде не наблюдали. Все споры были осевшими, круглой формы, часто собранными в группу, иногда образующими конгломераты. При интенсивностях 0.3 и 0.4 Вт/м^2 были подвижны единичные споры. При меньших интенсивностях (0.2 и 0.1 Вт/м^2) через 1 сут эксперимента до 30—40 % вышедших из спорогенной ткани спор были активно подвижны. В контрольном варианте массовый выход спор (до 90—100 в поле зрения) наблюдался через 1 сут опыта.

Влияние УФ на подвижные споры

Споры, отобранные для эксперимента по влиянию УФ на подвижность, имели поступательное, беспорядочное движение. В контрольном варианте после 1—3 ч от начала и по ходу дальнейшего опыта наблюдалось постепенное замедление движения у ряда спор, характер движения менялся с поступательного на вращательное; после 20 ч опыта лишь единичные споры сохраняли подвижность. Они медленно вращались вокруг собственной оси у поверхности стекла, время от времени прекращая движение. После 24 ч опыта движение спор практически прекратилось. Изменения в движении зооспор под воздействием УФ-Б были аналогичны изменениям в контроле, но происходили в ускоренном режиме. Меньшая скорость движения, большее число осевших спор при облучении минимальными интенсивностями УФ-Б (0.1—0.3 Вт/м^2) по сравнению с контрольным вариантом были отмечены уже после 5—7 ч облучения. После 14—16 ч облучения минимальными дозами УФ-Б споры в толще воды уже не просматривались. Небольшая часть подвижных спор осела на поверхности стекла. Скорость таких спор чрезвычайно мала, характер движения круговой. Большая часть осевших спор прекратила движение.

При максимальных интенсивностях облучения УФ-Б (0.9—1.2 Вт/м^2) после 6 ч наблюдалось резкое падение числа подвижных спор в толще воды, после 10 ч лишь единичные споры сохраняли способность к вращательному движению на поверхности стекла, а после 12 ч подвижных спор не отмечалось.

Ответная реакция спор на облучение УФ-Б интенсивностью от 0.3 до 0.9 Вт/м^2 была промежуточной между описанными выше реакциями на минимальное и максимальное воздействие УФ-Б.

В контрольных вариантах (см. раздел «Материал и методика») осевшие споры начали прорастать в течение 1-х сут эксперимента (рис. 1). Различие во времени достижения 100 % прорастания (рис. 1, *А*, *Б*) объясняется использованием в каждом из опытов свежей суспензии спор. После 12-часового воздействия УФ-Б на подвижные споры все они также оказались жизнеспособными, однако лаг-фаза между

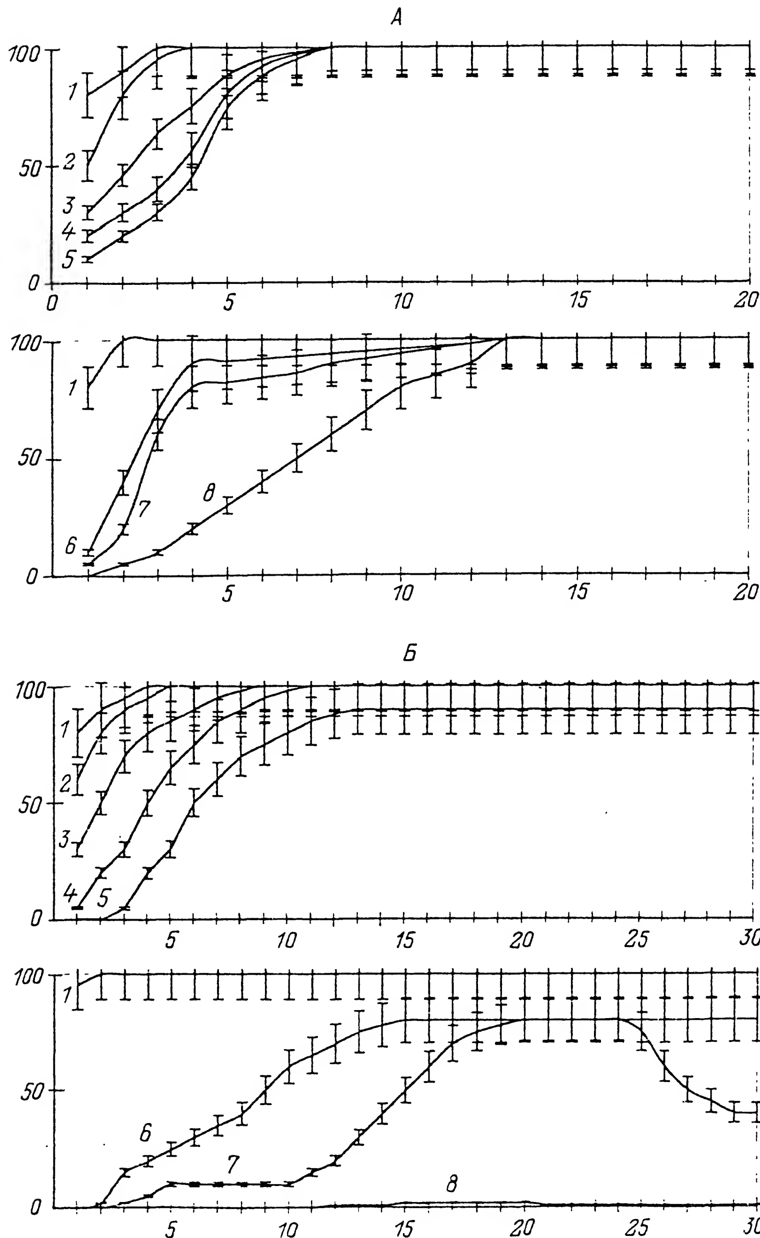


Рис. 1. Влияние ультрафиолетового облучения на жизнеспособность подвижных спор *Laminaria saccharina.*

А, *Б* — время воздействия, ч: *А* — 12, *Б* — 24. *1*—*8* — интенсивность облучения, Вт/м^2: *1* — контроль, *2* — 0.1, *3* — 0.2, *4* — 0.3, *5* — 0.4, *6* — 0.6, *7* — 0.9, *8* — 1.2. По осям абсцисс — продолжительность прорастания, сут; по осям ординат — доля жизнеспособных спор, %.

оседанием спор и началом прорастания колебалась от 4 (интенсивность УФ-Б 0.1 Вт/м^2) до 13 сут (интенсивность УФ-Б 1.2 Вт/м^2) (рис. 1, *А*). При 24-часовом воздействии на подвижные споры УФ-Б интенсивностью 0.1—0.2 Вт/м^2 доля проросших спор была близкой либо равной таковой в контроле. УФ-Б интенсивностью 0.6 Вт/м^2 подавлял развитие 30 % спор от числа осевших, а УФ-Б интенсивностью 1.2 Вт/м^2 и временем воздействия 24 ч оказался летальным для 98 % спор. Время от

момента оседания спор до начала прорастания колебалось от 10 сут при минимальных интенсивностях облучения УФ-Б до 20 сут при максимальных (рис. 1, *Б*).

Контроль за проросшими спорами в течение 1 мес показал, что при минимально интенсивном облучении УФ-Б, равном 0.1—0.3 Вт/м², споры развиваются нормально, ингибирования не происходит. При светооптическом наблюдении создавалось впечатление, что минимальные дозы УФ-Б даже несколько стимулировали рост гаметофитов. Гаметофиты состояли из 4—6 клеток, у большинства из них были видны клеточные структуры. При облучении УФ-Б интенсивностью 0.4—0.6 Вт/м² и временем действия до 24 ч рост гаметофитов также не подавлялся. Гаметофиты, которые образовались из спор, подвергнутых 12-часовому облучению УФ-Б интенсивностью 0.9 и 1.2 Вт/м², значительно отставали в развитии от гаметофитов, развившихся из спор контрольного варианта или подвергшихся воздействию минимальных доз УФ-Б. Они состояли из 3—4 клеток с прозрачным содержимым. Гаметофиты, полученные из спор после их 24-часового облучения УФ-Б интенсивностью 0.9 и 1.2 Вт/м², прекратили развитие на стадии 1—2 клеток. Клетки таких гаметофитов с трудом различались под микроскопом, так как они были плотно окружены диатомеями, фитофагами.

Влияние ультрафиолета на эмбриоспоры

Эмбриоспоры, подвергшиеся 12-часовому воздействию УФ-Б, оказались способными к дальнейшему развитию независимо от интенсивности облучения (рис. 2, *А*). Доля проросших эмбриоспор после минимальных доз облучения уже через 3—4 сут была близка к таковой в контроле, а после облучения УФ-Б интенсивностью 0.4—0.6 Вт/м² достигала этого уровня через 7 сут, хотя в первые 2 сут доля проросших спор не превышала 40 % от общего числа осевших. Полное восстановление (100 %-ное прорастание) после воздействия УФ-Б интенсивностью выше 0.6 Вт/м² отмечалось у эмбриоспор на 15—17-е сут.

При 24-часовом облучении УФ-Б интенсивностью 0.1—0.4 Вт/м² доля способных к развитию эмбриоспор оказалась близка к таковой в контроле: прорастали в «трубку» при интенсивности УФ-Б 0.1 Вт/м² до 90 %, а при 0.2—0.4 Вт/м² — до 80 % эмбриоспор (рис. 2, *Б*). После освещения УФ-Б интенсивностью 0.6—0.9 Вт/м² спустя 2—3 сут лаг-фазы проросло соответственно 30 и 10 % эмбриоспор. Однако через 6—8 сут от начала эксперимента дальнейшее их развитие прекращалось. Интенсивность 1.2 Вт/м² была летальной практически для всех эмбриоспор (рис. 2, *Б*).

После 12 ч воздействия УФ-Б с минимальной и максимальной интенсивностями эмбриоспоры развивались в гаметофиты, которые состояли из хорошо структурированных 4—5 клеток. Воздействие УФ-Б в течение 24 ч при дозе 0.1—0.3 Вт/м² также не подавляло развития гаметофитов, которые через 30 сут от начала эксперимента состояли из 4—5 структурированных клеток. При интенсивностях УФ-Б выше 0.4 Вт/м² гаметофиты состояли из 2—4 клеток и дальнейшего их роста не отмечалось. Такие гаметофиты имели значительно меньшие размеры по сравнению с контролем и электроннопрозрачное содержимое клеток. Некоторые гаметофиты выглядят заросшими. Наряду с эмбриоспорами, не проявившими признаков жизнеспособности после воздействия больших доз УФ-Б в течение 24 ч, а также мелкими заросшими гаметофитами на предметных стеклах встречались единичные гаметофиты (1—3 на предметное стекло, что составляло доли процента от числа эмбриоспор, подвергшихся воздействию). Такие гаметофиты в несколько раз превосходили по размеру те, которые выявлялись при анализе спорового материала, подвергшегося воздействию на подвижной стадии или при меньшем временнóм воздействии и дозе на стадии эмбриоспоры.

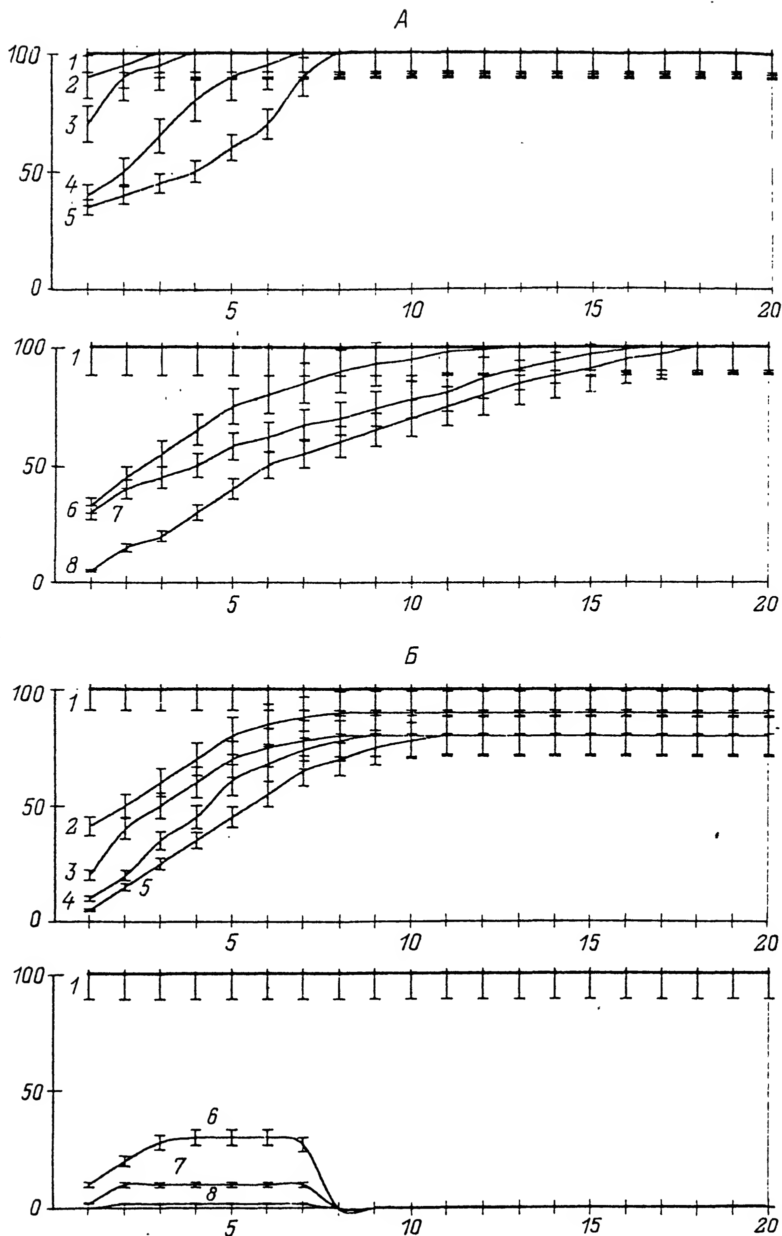


Рис. 2. Влияние ультрафиолетового облучения на жизнеспособность эмбриоспор *Laminaria saccharina*. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Обсуждение

В природе на водоросли воздействуют 2 составляющие ультрафиолетового излучения: УФ-А (320—400 нм) и УФ-Б (280—320 нм), которые проникают в толщу воды на значительную глубину (Hojerslev, Aas, 1991). Проведенное исследование не выявило реакции у зооспор водорослей на воздействие УФ-А, что соответствует полученным ранее данным (Harm, 1980; Karentz et al., 1991).

Наши наблюдения показали, что высокие дозы УФ-Б могут стимулировать выход спор из спорогенной ткани, причем одновременно в окружающую среду выходит большое число подвижных и неподвижных спор, незрелые спорангии, обрывки оболочек. Подобное явление наблюдается при искусственном стимулировании выхода спор подсушкой спорогенной ткани, при резком кратковременном повышении температуры среды обитания (Крупнова, 1984; Макаров, 1987). Предполагается, что при воздействии этих факторов на спорогенную ткань происходит отмирание парафиз, влекущее за собой увеличение объема последних, выдавливание парафизами в окружающую среду спорангиев (Schreiber, 1930; Kaneko, 1972; Петров, 1977; Крупнова, 1984; Макаров, 1987). Известно, что УФ-Б увеличивает клеточный объем (Karentz et al., 1991; Behrenfeld et al., 1992). По-видимому, УФ-Б в больших дозах также может вызывать гибель парафиз, а вслед за этим резкий выброс в окружающую среду спорового материала. Как показал наш эксперимент, слабые интенсивности УФ-Б (0.1—0.4 Вт/м^2) не вызывали выброса спор, а при воздействии промежуточных интенсивностей (0.6—0.9 Вт/м^2) наблюдался постепенный выход спор из спорогенной ткани.

Спорогенез у ламинариевых водорослей в естественных условиях происходит с февраля по ноябрь, с активизацией в августе—октябре. Если активизацию спорогенеза в осенний период можно объяснить повышением температуры воды до +7—8 °С, то стимулом выхода спор в феврале—мае (при температуре воды +2—5 °С), возможно, является увеличение интенсивности УФ, происходящее с февраля.

Выход спор, отмеченный через 1 сут после постановки опыта в контрольном варианте и при малых интенсивностях облучения, по-видимому, обусловлен более высокой температурой морской воды в эксперименте по сравнению с природными условиями. Однако при этих условиях выход спор из спорангиев осуществлялся постепенно, в окружающей среде не наблюдалось незрелых спорангиев, обрывков оболочек.

Ответная реакция подвижных спор на воздействие УФ-Б выражалась в изменении скорости и формы движения спор, а также в их способности к развитию после оседания. Снижение подвижности фитопланктона под воздействием УФ-Б, изменение фото- и гравитаксиса констатировали многие исследователи (Hader, 1986; Ekelund, 1990; Hader, Liu, 1990; Hader, Worrest, 1991).

Проведенный эксперимент показал, что если на подвижность спор наибольшее воздействие оказывает интенсивность облучения, то на дальнейшую жизнеспособность — его продолжительность. Так, максимальные интенсивности УФ-Б (0.9—1.2 Вт/м^2) полностью подавляют движение спор уже после 12 ч, а реакция на это воздействие ярко проявляется у спор уже после 6 ч от начала опыта. Анализ результатов эксперимента выявил наличие обратной корреляции между интенсивностью и временем облучения УФ-Б, с одной стороны, и количеством подвижных спор — с другой. При увеличении интенсивности и времени воздействия УФ-Б снижается доля подвижных спор, возрастает доля осевших. Однако замедление, остановка движения, оседание спор под воздействием УФ-Б не означают их гибели. Как показали эксперименты, даже максимальная интенсивность УФ-Б (1.2 Вт/м^2) при 12-часовом облучении не подавляет дальнейшее развитие спор. После долгой лаг-фазы (13 сут) практически все осевшие споры прорастают и развиваются в гаметофиты. Вместе с тем длительное воздействие (24 ч) УФ-Б высоких интенсивностей (0.9—1.2 Вт/м^2) является альтерирующим фактором для подвижных спор и их дальнейшего развития. При воздействии УФ-Б интенсивностью 1.2 Вт/м^2 не происходит образования трубки у эмбриоспор, а при воздействии 0.9 Вт/м^2, хотя некоторый процент осевших спор прорастает, дальнейшего их развития не отмечается.

Мы предполагали, что УФ-Б вызовет в первую очередь снижение жизнеспособности у подвижных спор и менее значительно отразится при облучении эмбриоспор. Как известно, большинство подвижных спор окружает плазмалемма, в то время как эмбриоспоры окружены относительно толстыми оболочками. Однако потерявшие подвижность споры при 24 ч воздействия УФ-Б интенсивностью до 0.9 Вт/м^2 после

оседания и относительно долгой лаг-фазы обнаруживают (до 80 %) способность к развитию. Время лаг-фазы находится в прямой зависимости от дозы облучения (рис. 1). Эмбриоспоры при воздействии на них УФ-Б в течение 24 ч при интенсивностях более 0.4 Вт/м^2 становятся нежизнеспособными (рис. 2).

Можно представить, что после выхода из спорогенной ткани, когда основная функция спор — движение, воздействие УФ-Б проявляется в подавлении этого процесса через влияние на двигательный аппарат. Такая возможность была продемонстрирована на одноклеточных организмах (Hader, Liu, 1990; Donkor, Hader, 1991; Blakefield, Calkins, 1992). По-видимому, белоксинтезирующий аппарат на этом этапе онтогенеза малоактивен, а фотосинтетический аппарат находится в стадии формирования. После оседания у спор, подвергшихся влиянию УФ-Б в подвижной стадии, после определенной лаг-фазы активизируется деятельность белоксинтетического аппарата и хлоропластов. В ситуации же, когда влиянию УФ-Б подвергаются уже осевшие, закрепившиеся споры — эмбриоспоры, у которых главные функции — деление и фотосинтез, при высоких дозах и продолжительном воздействии происходит подавление данных функций. Ранее было показано, что УФ-Б в больших количествах нарушает функцию белоксинтезирующего аппарата воздействуя на ДНК и мРНК (Harm, 1980; Dohler, 1984; Jordan et al., 1991; Karentz et al., 1991), снижает интенсивность клеточного деления (Calkins, Thordardottir, 1980; Jokiel, York, 1984) и фотосинтеза (Worrest, 1983; Cullen, Lesser, 1991; Larkum, Wood, 1993), ингибирует ферменты углеродного и азотного метаболизма (Dohler, 1985; Lesser et al., 1994), меняет соотношение фотосинтетических пигментов (Worrest et al., 1978; Dohler, 1985).

Феномен образования хорошо развитых единичных гаметофитов из эмбриоспор, подвергшихся большой дозе облучения УФ-Б при суточном воздействии, мы объясняем отсутствием конкуренции со стороны эмбриоспор, прекративших развитие в условиях эксперимента.

Измерения УФ-Б в течение года показали, что среднемесячная интенсивность УФ-Б в мае 1996 г. была 2.2 Вт/м^2 (при максимуме 3.2 Вт/м^2). Даже если учесть некоторый коэффициент снижения интенсивности УФ-Б при проникновении его в толщу воды (прозрачность воды в это время года довольно высока), то на движущиеся споры и эмбриоспоры *Laminaria saccharina* воздействуют дозы УФ-Б, препятствующие, согласно данным нашего эксперимента, их дальнейшему развитию. По-видимому, в природе после выхода из спорогенной ткани зооспоры, осевшие на субстрат около материнского растения, оказываются экранированными последним от попадания высоких доз УФ-Б, прорастают и развиваются. Зооспоры, осевшие на субстраты, открытые для попадания УФ-Б, прекращают дальнейшее развитие.

По данным литературы, ежегодно отмечается увеличение количества УФ-Б, достигающего поверхности Земли, поэтому необходимо учитывать снижение возможности восстановления зарослей *L. saccharina* вследствие воздействия данного повреждающего фактора на споровый материал.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-48506).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воскобойников Г. М., Камнев А. Н. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. Л., 1991. 96 с.

Крупнова Т. Н. Закономерности размножения ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch.) — объекта марикультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 26 с.

Макаров В. Н. Поведение зооспор и ранние стадии развития *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 23 с.

Петров Ю. Е. Отдел бурые водоросли (*Phaeophyta*) // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 144—192.

Behrenfeld M. J., Hardy J. T., Lee H. Chronic effect of ultraviolet-B radiation on growth and cell volume of *Phaeodactylum tricornutum* (*Bacillariophyceae*) // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 757—760.

Blakefield M. K., Calkins J. Inhibition of phototaxis in *Volvox aureus* by natural and simulated solar ultraviolet radiation // Photochem. Photobiol. 1992. Vol. 55. N 6. P. 867—872.

Calkins J., Thordardottir T. The ecological significance of solar UV radiation on aquatic organisms // Nature (Lond.). 1980. Vol. 283. P. 563—566.

Cullen J. J., Lesser M. P. Inhibition of photosynthesis by ultraviolet radiation as a function of dose and dosage rate: results for marine diatoms // Mar. Biol. 1991. Vol. 111. P. 183—190.

Dohler G. Effects of UV-B radiation on the marine diatoms *Lauderia annulata* and *Thallasiosira rotula* grown in different salinities // Mar. Biol. 1984. Vol. 83. P. 247—253.

Dohler G. Effect of UV-B radiation (290—320 nm) on the nitrogen metabolism of several marine diatoms // J. Plant Physiol. 1985. Vol. 118. P. 391—400.

Donkor V., Hader D.-P. Effects of solar and ultraviolet radiation on motility, photomovement and pigmentation in filamentous, gliding cyanobacteria // FEMS Microbiol. Ecol. 1991. Vol. 80. P. 511—515.

Ekelund N. G. A. Effects of UV-B radiation on growth and motility of four phytoplankton species // Phys. Plant. 1990. Vol. 78. P. 590—594.

Hader D.-P. The effect of enchanced solar UV-B radiation on motile organisms // Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life / Ed. by R. C. Worrest, M. M. Caldwell. P. 223—233. (NATO ASI Series. 1986. Vol. 8).

Hader D.-P., Liu S.-M. Effects of artificial and solar UV-B radiation on gravitactic orientation of the dinoflagellate *Peridinium gatunense* // FEMS Microbiol. Ecol. 1990. Vol. 73. P. 331—338.

Hader D.-P., Worrest R. C. Effect of enhanced solar ultraviolet radiation on aquatic ecosystems // Photochem. Photobiol. 1991. Vol. 53. P. 717—725.

Harm W. Biological effects of ultraviolet radiation. Cambrige, 1980. 216 p. (IUPAB Biophysics Series. 1).

Hojerslev N. K., Aas E. A relationship for the penetration of ultraviolet B radiation into the Norvegian sea // J. Geophys. Res. 1991. Vol. 96 (C9). P. 17003—17005.

Jokiel P. L., York R. H. Importance of ultraviolet radiation in photoinhibition of microalgal growth // Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29. N 1. P. 192—199.

Jordan B. R., Chow W. S., Strid A., Anderson J. M. Reduction in *cab* and *psb* A RNA trancripts in response to supplementary ultraviolet-B radiation // FEBS Letters. 1991. Vol. 284. N 1. P. 5—8.

Kain J. M. The biology of *Laminaria hyperborea*. VII. Reproduction of sporophyte // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1975. Vol. 55. P. 567—582.

Kaneko T. Sporogenesis in *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exper. Stat. 1972. Vol. 21. N 2. P. 45—49.

Karentz D., Cleaver J. E., Mitchel D. L. Cell survival characteristics and molecular responses of Antarctic phytoplankton to ultraviolet-B radiation // J. Phycol. 1991. Vol. 27. P. 326—341.

Larkum A. W., Wood W. F. The effect of UV-B radiation on photosynthesis and respiration of phytoplankton, benthic macroalgae and seagrasses // Photosynth. Res. 1993. Vol. 36. P. 17—23.

Lesser M. P., Cullen J. J., Neale P. J. Carbon uptake in a marine diatom during acute exposure to ultraviolet B radiation: relative importance of damage and repair // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 183—192.

Schreiber E. Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien // Planta. 1930. Bd 12. S. 331—353.

Worrest R. C. Impact of solar ultraviolet-B radiation (290—320 nm) upon marine microalgae // Physiol. Plant. 1983. Vol. 58. N 2. P. 428—434.

Worrest R. C., Dyke H. V., Thomson B. E. Impact of enhanced simulated solar ultraviolet radiation upon a marine community // Photochem. Photobiol. 1978. Vol. 27. P. 471—478.

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН Получено 31 III 1998

SUMMARY

The *Laminaria saccharina* sporogenic tissue, motile zoospores and nonmotile embryospores were exposed to the different levels of ultraviolet-B radiation (UV-B) (0.1—1.2 W/m²) for 12—24 h. The experiment lasted up to 30 days under laboratory conditions (10 °C, 10 W/m² and light—dark cycles of 12 : 12, L : D for the recovery period). At the intensity 1.2 W/m² spore release began after 4 h of the UV-B irradiation of the sporogenic tissue. There were numerous non-motile spores and

the fragments of damaged sporangia found in the media. The motile zoospores ceased their movement after 6—10 h of UV-B exposition at the intensity 1.2 W/m², but retained their viability. The embryospores did not survive 24-h exposition at the intensity higher than 0.6 W/m². Tolerance to UV-B attenuated in the following sequence: spores within the sporogenic tissue — motile zoospores — embryospores. Our results strongly suggest that UV-B effectively controls spore release, germination and early development of *Laminaria saccharina*.

УДК 069.51:582.572.4/.894 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© В. Е. Аветисян, А. Д. Сафарян, Ю. А. Мхитарян, М. Я. Асатрян

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ОТДЕЛА СИСТЕМАТИКИ И ГЕОГРАФИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ НАН РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ (ERE). 4. *ROSACEAE* (*AMYGDALUS, PYRUS*)

V. E. AVETISIAN, A. D. SAFARIAN, Ju. A. MKHITARIAN, M. Ya. ASATRIAN. THE TYPE SPECIMENS OF VASCULAR PLANTS KEPT IN THE HERBARIUM OF THE DEPARTMENT OF TAXONOMY AND GEOGRAPHY OF HIGHER PLANTS, INSTITUTE OF BOTANY, NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF ARMENIA (ERE). 4. *ROSACEAE* (*AMYGDALUS, PYRUS*)

Приведены типовые и автентичные образцы, относящиеся к 29 видам и 22 таксонам внутривидового ранга из родов *Amygdalus* и *Pyrus*.

Ключевые слова: гербарий, типовые образцы, *Amygdalus*, *Pyrus*.

В Армении зафиксирован ряд очагов морфологического разнообразия родов *Amygdalus* L. и *Pyrus* L., благодаря чему отсюда описаны многие виды и таксоны различных внутривидовых рангов. Гербарий ERE содержит богатый автентичный материал, отражающий как видовое разнообразие этих родов на территории Армении, так и широкий размах варьирования отдельных видов, что особенно ценно для изучения генофонда диких плодовых. В этой связи в данном сообщении в отличие от предыдущих (Аветисян и др., 1996, 1997, 1998) приведены сведения, касающиеся многочисленных форм, а в ряде случаев также и таксонов, выделенных в гербарии, но в дальнейшем не описанных, однако цитируемых в литературе как «in schedis». Особую ценность представляют материалы, основанные на сборах С. Г. Тамамшян (*Amygdalus*), А. Л. Тахтаджяна и Ан. А. Федорова (*Amygdalus*, *Pyrus*), Я. И. Мулкиджаняна (*Pyrus*), которые гербаризировали целенаправленно, пытаясь по возможности шире охватить полиморфизм *Amygdalus* и *Pyrus* на данной территории.

Для каждого таксона приведены первоначальное научное название с номенклатурной цитатой (если таксон в настоящее время имеет новую трактовку, то она указывается в скобках), категория типа гербарного образца и регион, из которого описан таксон.

Amygdalus L.

A. fenzliana (Fritsch) Lipsky f. *mucronata* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2:134. — **Typus**. Армения.

A. fenzliana (Fritsch) Lipsky f. *obtusa* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2:134. — **Typus, specimen authenticum**. Армения.

A. fenzliana (Fritsch) Lipsky f. *typica* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2:134. — (= *A. zangezura* Fed. et Takht.). — **Specimina authentica**. Армения.

A. gjarniensis Tamamsch. 1935, Feddes Repert. 38:391 (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Toposyntypi (specimina authentica)**. Армения.

A. nairica Fed. et Takht. 1936, Feddes Repert. 40:1936. — **Syntypi, toposyntypi (specimina authentica)**. Армения.

A. nairica Fed. et Takht. f. *brachycarpa* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 138. — **Specimen authenticum**. Армения.

A. nairica Fed. et Takht. f. *dolychocarpa* Fed. et Takht. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 138. — **Specimina authentica**. Армения.

A. nairica Fed. et Takht. f. *minuta* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 138. — **Specimina authentica**. Армения.

A. nairica Fed. et Takht. f. *normalis* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 138. — **Specimina authentica**. Армения.

A. popovii Fed. et Takht., in sched. (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Specimina authentica**. Армения.

A. pseudopersica Tamamsch. 1935, Тр. Сельхоз. инст. Армении, 1935, 12 : 167 (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Syntypus, toposyntypus (specimen authenticum)**. Армения.

A. sophiae Fed., in sched. (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Specimen authenticum**. Армения.

A. tumanianii Fed. et Takht., in sched. (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. 1935, Feddes Repert. 38 : 166 (= *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky). — **Syntypus, toposyntypus, specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *acuminata* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 136. — **Specimen authenticum**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *alata* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 135. — **Specimen authenticum**. Армения.

A. urartu Tamamsch. subsp. *pseudopersica* Tamamsch. 1935, Feddes Repert. 38 : 166. — **Toposyntypus (specimen authenticum)**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *ellipsoidea* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 135. — **Specimen authenticum**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *inaequalis* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 135. — **Specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *pisiformis* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 135. — **Specimen authenticum**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *pseudonairica* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 136. — **Specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *reticulata* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 136. — **Specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *rugosa* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 136. — **Specimina authentica** (как f. *rugosissima* Fed.). Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *rugulosa* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 136. — **Specimina authentica**. Армения.

A. urartu Tamamsch. f. *subglobosa* Fed. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 1-2 : 135. — **Specimina authentica**. Армения.

A. zangezura Fed. et Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, сер. биол., 2 : 198 (= *A. fenzliana* (Fritsch.) Lipsky). — **Specimina authentica**. Армения.

Pyrus L.

P. browiczii Mulk. 1969, Докл. АН АрмССР, 48, 4 : 235. — **Holotypus, isotypus, specimina authentica**. Армения.

P. caucasica Fed. 1952, в Гроссгейм, Фл. Кавк. 5 : 422. — **Isotypus, topotypi, specimina authentica**. Армения.

P. chosrovica Gladkova, 1990, Нов. сист. высш. раст. 27 : 70. — **Specimen authenticum**. Армения.

P. complexa Rubtz. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 2 : 80. — Фото: **syntypus, topotypus**. Армения.

P. daralagezi Mulk. 1969, Докл. АН АрмССР, 48, 4:236 (= *P. syriaca* Boiss. × *P. zangezura* Maleev). — **Holotypus, isotypus, specimina authentica**. Армения.

P. elata Rubtz. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 9, 2:72. — Фото: **topotypi (specimina authentica)**. Армения.

P. gergerana Gladkova, 1990, Нов. сист. высш. раст. 27:70. — **Isotypus, isoparatypi, specimina authentica**. Армения.

P. grossheimii Fed. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, 2:203. — **Topotypus, specimina authentica**. Армения.

P. hajastana Mulk. 1969, Докл. АН АрмССР, 48, 4:234. — **Holotypus, isotypus**. Армения.

P. hakkiarica Browicz, 1972, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 3:322. — **Isotypus**. Турция.

P. hyrcana Fed. 1952, в Гроссгейм, Фл. Кавк. 5:421. — **Specimina authentica**. Ленкорань.

P. medvedevii Rubtz. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 9, 2:77. — Фото: **syntypi**. Армения.

P. megrica Gladkova, 1990, Нов. сист. высш. раст. 27:72. — **Holotypus**. Армения.

P. nutans Rubtz. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 9, 2:74. — Фото: **syntypi**. Армения.

P. raddeana Woronow, 1924—1925, Тр. прикл. бот. ген. сел. 14, 3:83. — **Topotypi**. Армения.

P. sosnovskyi Fed. 1938, Сб. научн. тр. Бот. общ. Арм. фил. АН СССР, 1:3. — **Isotypus, topotypus, specimina authentica**. Армения.

P. takhtadzhianii Fed. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, 2:208. — **Isotypi, specimina authentica**. Армения.

P. tamamschianae Fed. 1952, в Гроссгейм, Фл. Кавк. 5:422. — **Isotypus**. Армения.

P. theodorovii Mulk. 1965, Докл. АН АрмССР, 40, 4:249. — **Isotypi, paratypi, isoparatypi**. Армения.

P. voronovii Rubtz. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 9, 2:76. — Фото: **syntypi**. Армения.

P. voronovii Rubtz. var *angustifolia* Mulk. 1973, Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 78, 2:146 (= *P. gergerana* Gladkova). — **Holotypus**. Армения.

P. voronovii Rubtz. f. *macrocarpa* Mulk., in sched. — **Specimina authentica**. Армения.

P. zangezura Maleev, 1936, Тр. бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3:195. — **Isotypus**. Армения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 1. *Amaryllidaceae—Cornaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 83—87.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 2. *Ericaceae—Iridaceae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 78—80.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 3. *Lamiaceae—Polygalaceae* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 90—92.

Институт ботаники
НАН Республики Армения
Ереван

Получено 6 X 1998

SUMMARY

Type and other authentical specimens of 29 species and 22 intraspecific taxa from the genera *Amygdalus* L. and *Pyrus* L. (*Rosaceae*) are listed.

УДК 581.526.33 (470.1/.25) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© В. А. Смагин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЕВТРОФНЫХ БОЛОТ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. A. SMAGIN. VEGETATION OF EUTROPHIC FENS IN THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA

Проведена классификация растительности евтрофных болот европейского севера России. Выделены 6 ассоциаций, относящихся к 2 союзам и 2 порядкам; описаны новый союз и новый порядок.

Ключевые слова: евтрофные болота, Русский Север, классификация растительности.

Статья продолжает обзор растительности болот европейского севера России, начатый в ранее опубликованных статьях (Смагин, 1999а, б), где рассматривалась растительность олиготрофных и мезотрофных болот. Растительность болот севера, как было показано, имеет существенные отличия от таковой более южных регионов, в частности от описанной на Северо-Западе. Но наибольшим своеобразием отличаются евтрофные болота севера. Покрывающие их растительные сообщества характеризуются не только специфическим флористическим составом, но и иным физиономическим обликом. Аналоги встреченным на этих болотах сообществам среди опубликованных в сводках европейских авторов, работающих эколого-флористическим методом, отсутствуют.

В основу настоящей работы положен большой фактический материал, полученный за время работы Болотного экспедиционного отряда Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН на территории Вологодской, Архангельской, Мурманской областей и Республики Коми. Использован также материал, собранный М. С. Боч в начале 1970-х годов при работе в Печоро-Илычском заповеднике (восточная часть Республики Коми), а также материал исследований М. С. Боч и Н. Г. Солоневич, проведенных в начале 1960-х годов вблизи стационара Сивая Маска (северо-восточная часть Республики Коми).

Евтрофные болота на европейском севере России покрыты иной растительностью, чем таковые на Северо-Западе. Там болота ключевого питания, расположенные в известковых котловинах и поймах, питаемых известковыми водами рек и ручьев, заняты мелкоосоковыми сообществами порядка Caricetalia davallianae, а болота обильного проточного увлажнения — приречные и приозерные — покрыты черноольшатниками, ивняками (класс Alnetea glutinosae) или крупноосоковыми сообществами (класс Phragmiti-Magnocaricetea); последние есть и на болотах севера, но больших площадей они не занимают. Своеобразие евтрофных болот севера определяется широким распространением сообществ со *Sphagnum warnstorfii*. Болота ключевого питания, покрытые сообществами с доминированием этого вида, часто встречаются на севере Европейской России, тогда как на Северо-Западе они очень редки. Причем там сообщества имеют иной набор видов и физиономический облик, будучи схожими с описанными в Центральной Европе (Rybnicek et al., 1984). Последние рассматриваются авторами в рамках класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae союза Sphagno-warnstorfiani – Tomentypnion с выделением 4 ассоциаций: Sphagno warnstorfiani – Eriophoretum latifoliae, Sphagno warnstorfiani – Caricetum lasiocarpae, Sphagno warnstorfiani – Caricetum appropinquatae, Sphagno warnstorfiani – Caricetum

davallianae. Индикаторными видами союза названы *Epipactis palustris*,[1] *Crepis paludosa*, *Geum rivale*, *Salix repens*, *Sphagnum warnstorfii*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Paludella squarrosa*, *Helodium blandowii*. При описании растительности болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993) нами были отмечены сообщества первых 2 из перечисленных ассоциаций. Асс. Sphagno warnstorfiani – Eriophoretum latifoliae была представлена 3 описаниями, асс. Sphagno warnstorfiani – Caricetum lasiocarpae — 4. Сообщества первой встречены на ключевых висячих болотах, второй — на приозерных, расположенных в Лужском р-не Ленинградской обл. и Валдайском р-не Новгородской обл. В составе сообществ первой ассоциации высоким постоянством отличаются виды, диагностические для порядка Caricetalia davallianae. В составе второй их меньше и встречаются они значительно реже, зато обычными являются виды, диагностические для класса Oxycocco-Sphagnetea и союза Caricion lasiocarpae. По мере движения на север эти черты усилятся, что приведет к смене ассоциаций.

На севере России сообщества со *Sphagnum warnstorfii* распространены более широко и отличаются от встреченных на Северо-Западе по видовому составу, ярусному строению и внешнему облику. Преобладают (по частоте встречаемости и занимаемой площади) лесо-болота, т. е. сообщества с разреженным (сомкнутость крон 0.2—0.3) древесным ярусом. При этом главными образователями древесного яруса являются хвойные — *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*, сообщества с древесным ярусом из березы встречаются редко (на Северо-Западе они, напротив, наиболее распространенные сообщества, где доминирует *Sphagnum warnstorfii*). Зато широко распространены ерниково-сфагновые и ерниково-гипновые сообщества с достаточно сомкнутым ярусом из *Betula nana*. Сомкнутый ярус из карликовой березки характерен и для сосново-сфагновых, и особенно для сосново-гипновых сообществ. Таким образом, распространенная на евтрофных болотах Русского Севера растительность по физиономическим признакам никак не соответствует классу Scheuchzerio-Caricetea nigrae (fuscae), к которому принято в Европе относить сообщества со *Sphagnum warnstorfii*. Мало соответствует этому классу и флористический состав рассматриваемых сообществ. Из диагностических видов порядка Caricetalia davallianae здесь встречены, и то только в составе сообществ субассоциаций, приуроченных к западной части региона, *Epipactis palustris*, *Eriophorum latifolium*. Из перечисленных K. Rybnicek с соавт. (1984) диагностических видов союза Sphagno warnstorfiani – Tomentypnion постоянно встречаются мхи *Sphagnum warnstorfii*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*. Для растительности евтрофных болот Русского Севера характерно сочетание видов разной экологии и характерных для разных классов: Scheuchzerio-Caricetea nigrae, Oxycocco-Sphagnetea, Alnetea glutinosae, а отчасти и Vaccinio-Piceetea. В разных сообществах наблюдается разное соотношение между видами этих групп, что определяет их отнесение к разным таксономическим единицам. Эта растительность отличается специфическим составом, аналогов в геоботанических сводках европейских авторов не имеет. Определить ее место в системе таксономических единиц весьма трудно. Описанные нами сообщества отнесены к 6 ассоциациям, 2 союзам и 2 порядкам. Труднее всего определить, к какому классу растительности ее следует отнести. Из 4 классов болотной растительности по характеру занимаемых местообитаний, по ряду флористических признаков, по внешнему облику («евтрофные лесные и кустарниковые болота на торфяной почве») рассматриваемая нами растительность более всего соответствует признакам класса Alnetea glutinosae. Но в тоже время ряд ее особенностей препятствует отнесению ее к этому классу, в частности доминирование в древесном ярусе хвойных пород, отсутствие характерных для Alnetea glutinosae средиземноморских видов, обильное и постоянное присутствие циркумполярных видов. Возможно, что по наложению блоков диагностических видов разных классов болотной растительности растительность евтрофных болот Русского Севера следует рассматривать как отдельный новый класс болотной растительности. Для решения этого вопроса следует собрать больший фактический материал. Сейчас

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

же, проводя классификацию растительности евтрофных болот Русского Севера, мы ограничимся рассмотрением системы иерархических единиц до уровня порядка.

Порядок Betulo-Tomentypneetalia ord. nov.

Союз Betulo-Tomentypnion all. nov.

Включает в себя разреженные сообщества болотных сосняков и березняков богатого ключевого питания (железосодержащими водами), с моховым покровом из евтрофных видов гипновых и сфагновых мхов, а также кустарниково(ерниково)-сфагновые и кустарниково-гипновые сообщества болот ключевого питания (жестководных евтрофных болот, согласно Ю. Д. Цинзерлингу (1938)).

Диагностические виды: *Betula nana*, *Tomentypnum nitens*, *Pinus sylvestris*, *Polygonum bistorta*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Aulacomnium palustre*.

К этому союзу отнесена бóльшая часть из описанных нами ассоциаций — 5. Подразделен на 2 подсоюза.

Подсоюз Betulo-Tomentypnenion suball. nov.

К этому подсоюзу относятся сообщества, которые занимают центральные части ключевых болот, располагаются непосредственно вблизи выхода ключевых вод и в моховом ярусе которых доминируют гипновые мхи, а сфагновые мхи отсутствуют или представлены в мизерном количестве.

Диагностические виды: *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii*.

Подсоюз представлен 2 ассоциациями.

Асс. 1. Tomentypno – Pinetum sylvestris nom. nov.
(табл. 1)

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii*, *Paludella squarrosa*, *Carex cespitosa*, *Polygonum bistorta*, *Betula nana*. На части (западной) ареала — *Salix rosmarinifolia*, *Betula humilis*, *Epipactis palustris*.

Синонимы: Tomentypno-Helodietum pinosum Smagin 91.

Морфология. Ассоциация имеет 2—3-ярусное строение. Древесный ярус высотой 5—8 м и сомкнутостью 0.2—0.3 образован *Pinus sylvestris* с незначительной примесью *Betula pubescens* и *Picea obovata*. Моховой ярус (покрытие 50—60 %) составляют *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, *Mnium rugicum*, *Paludella squarrosa*, *Drepanocladus exannulatus*. Кустарниковый ярус (покрытие 35—50 %) образуют *Betula nana*, *B. humilis*, *Salix rosmarinifolia*.

Систематика, география, экология. Ассоциация включает в себя сообщества, образованные экологически однородными евтрофными видами. Поэтому для выделения субассоциаций оснований нет. Всего нами сделаны описания 7 сообществ ассоциации. 6 сообществ (5 в Белозерском р-не Вологодской обл. и 1 вне рассматриваемого региона — на востоке Ленинградской обл. в Тихвинском р-не) сходны по флористическому составу (1А; табл. 1). Несколько отлично по набору видов 7-е сообщество (1Б; табл. 1), описанное в Пинежском р-не Архангельской обл. Оно дифференцируется той же группой видов, что и сообщества варианта Betula nana ассоциации Sphagnetum warnstorfii pinosum (о ней речь ниже), и лишь то, что оно встречено один раз, заставляет нас воздержаться от выделения варианта (северного) в составе ассоциации. Всего в составе ассоциации отмечено 68 видов сосудистых растений и 24 вида мхов (средний состав сообществ соответственно 18 и 6 видов). Ассоциация описана на ключевых болотах с торфяной залежью мощностью от 1 до 4 м. Уровень воды 0—0.2 м. Ассоциация встречена на очень небольшом числе болот и заслуживает того, чтобы быть взятой под охрану на болотах вблизи дер. Конево (Белозерский р-н Вологодской обл.) и дер. Леуново (Пинежский р-н Архангельс-

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации порядков Betulo-Tomentypnietalia и Calamagrostio-Piceetalia на болотах севера Европейской России

Вид	Ассоциация									
	1		2		3			4	5	6
					а	б				
	А	Б	А	Б		А	Б			
	Число описаний									
	6	1*	8	2	8	6	8	39	6	7
D. ord										
Sphagnum warnstorfii	II+	5	II 1		III 2	V 5	V 5	V 5	V 3	V 3
Aulacomnium palustre	IV 1		V 3	III+	II+	II 1	IV 1	IV 1	IV 1	II+
Polygonum bistorta	IV 2	+	IV 1	III 1	II+	V 1	V 1	III 1	II 1	I+
Древостой										
Pinus sylvestris	V 7	10			V 7	V 7	V 8		III 1	
Betula pubescens	V 2				V 2	V 1	IV 1		V 8	V 3
Picea obovata	II+				IV 1	IV 1	IV 1		II+	V 7
Alnus glutinosa					I+	IV 1			III 1	I+
Pinus sibirica									I+	II+
Abies sibirica										III+
D. Betulo-Tomentypnion										
Tomentypnum nitens	III 2	+	V 4	III 4		II 1	IV 1	III 1	II+	
Betula nana	V 2	5	V 3	V 3	I+		IV 1	IV 2	II 1	
Carex lasiocarpa	III 1		IV 1	V 1	IV 1	III 1	I+	IV 1	II 1	
C. dioica	II+	1	III 1	III+	IV+	IV+	II+	II+	I+	
D. Sphagnenion warnstorfii										
Sphagnum angustifolium				III 2	V 5	III 2	II 1	II 2	II 3	
Comarum palustre	II 1			III+	V 1	IV 1	V+	III 1	V 3	V 1
Chamaedaphne calyculata		1		III 1	IV 1	IV 1	V 1	II 1	IV 1	
Pleurozium schreberi	III 1			III+	IV 1	I+	IV 2	I+	III 1	I+
D. Carici-Piceion obovatae										
Carex cespitosa	V+	1					II+		I+	V 2
Alnaster fruticosus							I+	++		III 1
Rosa acicularis							II+		I+	III+
Viola palustris			I+	V 2			II+	r+	I+	III+
Rubus arcticus		5						++	IV+	V 2
Caltha palustris	I+				I+			++	IV+	V 2
Salix jenisejensis								r+	I+	V 1
Nardosmia frigida										V 2
Naumburgia thyrsiflora	I+							r+		IV+
Galium palustre	II 1		I+	III+	II+	II+	IV+	++	I+	V+
Climacium dendroides	II+						I+	II+		V+
Hylocomium splendens							II+	r+		V 1
Rhytidiadelphus triquetrus	I+									V 1
D. var. A.										
Salix rosmarinifolia	V 1		II+		II 1	IV+		++		
Betula humilis	IV 2				I+	V 1		++		
Epipactis palustris	IV 1		V 1		III+	V 1		++		
Helodium blandowii	V 3		III 2			I 1	I+	I+	I 1	
Eriophorum latifolium	III 1				III 1	II 1	IV+	++		

Вид	Ассоциация									
	1		2		3			4	5	6
					а	б				
	А	Б	А	Б		А	Б			
	Число описаний									
	6	1*	8	2	8	6	8	39	6	7
D. var. Б										
Juniperus communis	I+	3			II+	II+	V 1	++	I+	IV+
Filipendula ulmaria		5					V 1	++		V2
Rubus saxatilis		10					IV+	r+		
Gymnodenia conopsea		+	I+		II+		IV+	++		
Andromeda polifolia	I+	3		III+	III 1	II+	V 1	III 1	II+	
Empetrum nigrum	I+	5			II+		V 1	I+	I+	
Vaccinium uliginosum	I+	5		III+	III+		V 1		II+	I+
Cladonia sylvestris		1					IV+	r+		
Angelica sylvestris	I 1	+			I+	I+	IV+	I+	I+	
Equisetum palustre	I+	+			II 1	I+	V 1	I 1	IV 1	I+
Crepis paludosa					I+	I+	IV +	I+	I+	II+
Ledum palustre				III+	II+	I+	IV 1	I+	I+	
Carex chordorrhiza	II+		II+	V 2	II+	I+	V 1	II 1	II+	
C. limosa			I 1	V 2				II+	I+	
Прочие виды										
Oxycoccus palustris	V 1		IV 1	III+	V 1	V 1	V 1	IV 1	III 1	II+
Menyanthes trifoliata	IV 1		IV 1	V 2	V 2	V 2	V 3	IV 2	IV 3	II+
Equisetum fluviatile	III 1		I+	V 1	IV 1	III+	V 1	III 1	III 1	II+
Carex rostrata	II 1		V 2		II+	II+	I+	III 1	I+	II+

Примечание. * — сообщество описано в 1988 г. под номером 120, моховой ярус образуют *Drepanocladus vernicosus* (45 %), *Campylium stellatum* (15 %), *C. polygamum* (15 %). Ассоциации: 1 — Tomentypno – Pinetum sylvestris, 2 — Tomentypno – Betuletum nanae, 3 — Pino sylvestris – Sphagnetum warnstorfii, 4 — Sphagno warnstorfiani – Caricetum lasiocarpae, 5 — Betulo pubescentis – Sphagnetum warnstorfii, 6 — Cariceto cespitosae – Piceetum obovatae. Субассоциации: 3а — pino sylvestris – sphagnetum warnstorfii sphagnetosum angustifolii; 3б — pino sylvestris – sphagnetum warnstorfii typicum. Варианты: 3б, А — Epipactis palustris; 3б, Б — Betula nana: 2А — typicum, 2Б — северный; 1А — Вологодская обл., 1Б — Архангельская обл. В табл. 1 и 2 римскими цифрами обозначены классы постоянства, арабскими — проективного покрытия, %.

кой обл.). Это болота богатого ключевого питания; сообщества ассоциации располагаются недалеко от центра болот и соответственно от выхода или стока ключевых вод.

Асс. 2. Tomentypno – Betuletum nanae ass. nov.
(табл. 1)

Диагностические виды: *Betula nana*, *Tomentypnum nitens*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga hirculus*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 3—4-ярусное строение. Кустарниковый ярус (покрытие 15—40 %) образован почти исключительно карликовой березкой. Осоковый ярус, сильно разреженный, формируют *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. appropinquata*, *C. limosa*. Моховой ярус (покрытие 60—90 %) образован главным образом *Tomentypnum nitens* с заметным участием *Aulacomnium palustre*, в ряде сообществ — *Helodium blandowii*. Ярус болотного разнотравья выражен не во всех

сообществах, а там, где он есть, его отличает малая сомкнутость. Образует его лишь *Menyanthes trifoliata*. Древесный ярус отсутствует.

Систематика, география, экология. Ассоциация представлена 8 описаниями. Все сообщества сходны по строению и флористическому составу, но 2 из них имеют некоторые отличия в наборе видов, что отражает их географическое положение. Поэтому ассоциация подразделена на 2 варианта. Вариант typicum (2А; табл. 1) включает в себя 6 сообществ, описанных на болотах ключевого питания, расположенных в сточных ложбинах, врезанных в западный склон озерной котловины, спускающийся к берегу Родионовского озера (Белозерский р-н Вологодской обл.). Его диагностическими видами являются *Epipactis palustris*, *Rumex acetosa*, *Carex appropinquata*, *Helodium blandowii*. В составе сообществ варианта отмечено 27 видов сосудистых растений и 12 видов мхов, средний состав сообществ — соответственно 13 и 4 вида. Вариант Carex limosa (северный) (2Б; табл. 1) отличает отсутствие вышеперечисленных видов, а также преобладание в осоковом ярусе *Carex limosa* и *C. chordorrhiza*, появление олигомезотрофных и олиготрофных видов: *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*. Вариант представлен 2 сообществами, описанными в Печоро-Илычском заповеднике и в Холмогорском р-не Архангельской обл. В их составе отмечено 28 видов сосудистых растений и 14 видов мхов. Средний состав сообществ — соответственно 18 и 7 видов. Сообщества занимают центральные части мезоевтрофных болот. Ассоциация характерна для евтрофных болот ключевого питания с глубокой торфяной залежью (мощность более 3 м), уровень воды варьирует от +5 до –30 см.

В качестве типовых описаний ассоциации приведем следующие. Вариант typicum, описание № 165, сделанное 12 VIII 1986 вблизи дер. Конево Вологодской обл.: *Betula nana* (покрытие 15 %), *Carex lasiocarpa* (10), *C. rostrata* (3), *C. appropinquata* (1), *C. chordorhiza* (+), *Poa pratensis* (5), *Saxifraga hirculus* (3), *Epipactis palustris* (+), *Polygonum bistorta* (1), *Pinus sylvestris* (всходы, +), *Epilobium palustre* (+), *Menyanthes trifoliata* (5), *Rumex acetosa* (+), *Pyrola rotundifolia* (8), *Eriophorum vaginatum* (+), *Tomentypnum nitens* (60), *Aulacomnium palustre* (35).

Вариант Carex limosa, описание № 96, сделанное 26 VII 1987 в центре болота, расположенного в 15 км южнее г. Холмогоры, в 10 км западнее р. Северная Двина (Архангельская обл.): *Betula nana* (15), *Carex limosa* (20), *C. chordorrhiza* (10), *C. cinerea* (+), *C. lasiocarpa* (1), *Pinus sylvestris* (подрост, 8), *Oxycoccus palustris* (15), *Epilobium palustre* (1), *Menyanthes trifoliata* (10), *Eriophorum vaginatum* (3), *Betula pubescens* (всходы, 3), *Galium palustre* (1), *Equisetum fluviatile* (+), *Salix myrtilloides* (3), *Chamaedaphne calyculata* (8), *Ledum palustre* (+), *Vaccinium uliginosum* (+), *Comarum palustre* (1), *Cicuta virosa* (1), *Calliergon cordifolium* (30), *Drepanocladus exannulatus* (30), *Sphagnum angustifolium* (15), *S. magellanicum* (20), *S. subsecundum* (+), *S. squarrosum* (+).

Как и предыдущая, ассоциация является редкой, встреченной на ограниченном числе болот, которые следует взять под охрану.

Подсоюз Sphagnenion warnstorfii suball. nov.

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *S. angustifolium*, *Chamaedaphne calyculata*, *Comarum palustre*.

Включает в себя евтрофные и мезоевтрофные сообщества, в моховом ярусе которых доминирует *Sphagnum warnstorfii*. В его составе выделено 3 ассоциации.

Асс. 3. Pino sylvestris – Sphagnetum warnstorfii nom. nov. (табл. 1)

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Sphagnum warnstorfii*, *Polygonum bistorta*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Eriophorum latifolium*, *Aulacomnium palustre*, в западной части региона — *Epipactis palustris*.

Синонимы: Sphagnetum warnstorfii pinosum Smagin 91.

Морфология. Сообщества ассоциации отличаются 3-ярусным строением. Древесный ярус сомкнутостью 0.1—0.3 и высотой 6—10 м образован *Pinus sylvestris* с

примесью *Picea obovata*, *Betula pubescens* и (в Вологодской области) *Alnus glutinosa*. Моховой ярус слагают виды разной экологии: *Sphagnum warnstorfii*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*. Ярус болотного разнотравья отличается малой сомкнутостью, его формирует *Menyanthes trifoliata* с примесью сабельника.

Систематика, география, экология. Для сообществ ассоциации характерно сочетание в своем составе видов разной экологии — от евтрофных до олигомезотрофных и даже олиготрофных. По признаку преобладания той или иной группы видов, а главным признаком служит доминант эдификаторного мохового яруса, ассоциация подразделяется на 2 субассоциации.

Субасс. pino sylvestris – sphagnetum warnstorfii sphagnetosum angustifolii (субасс. 3а; табл. 1) дифференцируется доминированием в моховом ярусе олигомезотрофных видов *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. *S. warnstorfii* отмечен в небольшом количестве и не во всех сообществах. Субассоциация представлена 8 описаниями, насчитывающими в своем составе 71 вид сосудистых растений и 16 видов мхов (средний состав — 24 и 5 видов соответственно). Ее сообщества описаны на болотах в Устюженском и Белозерском районах Вологодской обл. и в Вельском р-не Архангельской обл., а также в отличие от сообществ типичной субассоциации и вне рассматриваемого региона — в Валдайском р-не Новгородской обл. и Ржевском р-не Тверской обл. Они располагаются на окраинных частях ключевых болот, в рукавах стока проточных болот богатого питания.

Субасс. pino sylvestris – sphagnetum warnstorfii typicum (субасс. 3б; табл. 1) дифференцируется доминированием в моховом ярусе *Sphagnum warnstorfii*. Она подразделяется на 2 варианта, имеющих как флористическую, так и географическую выраженность. К варианту Epipactis palustris (3б, А; табл. 1) отнесены 6 сообществ, дифференцирующихся наличием видов *Epipactis palustris*, *Salix rosmarinifolia*, *Betula humilis*, *Alnus glutinosa*. В составе этих сообществ отмечено 62 вида сосудистых растений и 12 видов мхов, средний состав сообществ — 25 и 4 вида соответственно. Вариант Betula nana (3б, Б; табл. 1) представлен 8 сообществами. Его диагностические виды: *Betula nana*, *Juniperus communis*, *Filipendula ulmaria*, *Rubus saxatilis*, *Gymnodenia conopsea*, *Equisetum palustre*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Cladonia arbuscula*. В составе сообществ этого варианта отмечено 85 видов сосудистых растений и 24 вида мхов. Средний состав сообществ — соответственно 36 и 8 видов. Сообщества располагаются в центральных частях ключевых болот, недалеко от выхода ключевых вод. Сообщества обоих вариантов, как уже отмечалось, различаются не только по наличию групп диагностических видов, но и по региональной приуроченности. Так, к варианту Epipactis palustris отнесены все описания субассоциации в Устюженском и Белозерском районах Вологодской обл. Вариант Betula nana включает в себя сообщества субассоциации, описанные севернее — в Пинежском р-не Архангельской обл. Они похожи на встреченные М. М. Даниловой (1964) на болоте Клюквенном в Пермской обл., тогда как сообщества, подобные отнесенным нами к первому варианту, отмечены Ю. Д. Цинзерлингом (1938) приблизительно там же, где и нами, между озерами Белым и Лаче. Сообщества этой субассоциации описаны на тех же болотах, что и сообщества асс. Tomentypno – Pinetum sylvestris, на ряде болот системы склоновых болот западного берега Родионовского озера вблизи дер. Конево и на болоте у дер. Леуново, лежащем в 1 км от берега р. Пинеги. Эти 2 ассоциации непосредственно граничат друг с другом, при этом сообщества рассматриваемой ассоциации более удалены от выхода ключевых вод. Они располагаются на глубокой торфяной залежи (2—5 м), уровень воды находится на глубине 5—20 см, чаще — 12—15 см.

Ассоциация встречена на очень небольшом числе болот, которые заслуживают того, чтобы им был дан статус охраняемых территорий.

Асс. 4. Sphagno warnstorfiani – Caricetum lasiocarpae Steffen 31 em Rybnicek 74 (табл. 1, 2)

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Andromeda polifolia*, *Sphagnum angustifolium*.

Синонимы: Carex lasiocarpa – Menyanthes trifoliata – Sphagnum warnstorfii Boch 59, Rumex acetosa – Sphagnum warnstorfii Boch, Vasilevich 80, Menyanthes trifoliata – Sphagnum warnstorfii Boch, Vasilevich 80.

Морфология. Сообщества ассоциации отличаются 3-ярусным строением: имеются разреженный осоковый ярус (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, в лесотундровой зоне — *Carex aquatilis*), более сомкнутый ярус болотного разнотравья (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*) и сомкнутый моховой ярус (*Sphagnum warnstorfii* с примесью *S. angustifolium*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. subfulvum*, *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*). На болотах в Республике Коми (восточная и северо-восточная часть) имеется и кустарниковый ярус из *Betula nana*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 39 описаниями, сделанными в Вологодской, Архангельской, Мурманской областях и в Республике Коми. В разных частях региона наблюдается варьирование флористического состава ее сообществ. В западной части Вологодской обл. отмечены *Betula humilis*, *Salix rosmarinifolia*, *Eriophorum latifolium*, *Carex appropinquata*. Только в Мурманской обл. в роли содоминанта мохового яруса отмечен *Sphagnum subfulvum*. Отличительным признаком ассоциации в восточных районах Республики Коми является наличие в большинстве сообществ кустарникового яруса из *Betula nana* и активное участие в сложении мохового яруса *Tomentypnum nitens* и *Paludella squarrosa*. Но сходства между описанными сообществами тоже много, что удерживает нас от выделения внутриассоциационных единиц. Исключением служат сообщества, описанные в лесотундре в северо-восточной части Республики Коми (V; табл. 2). Вероятно, по мере накопления материала о растительности болот севера им будет дан ранг ассоциации. Диагностическими видами этих сообществ служат *Sphagnum magellanicum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Alnaster fruticosus*, *Carex aquatilis*, *Chamaedaphne calyculata*. Здесь практически исчезают характерные для ассоциации евтрофные виды; сообщества приобретают олигомезотрофный характер, мало чем напоминающий евтрофную ассоциацию центрально-европейских болот, относящуюся к порядку Caricetalia davallianae. Кассандра, отличающаяся высоким постоянством и проективным покрытием, формирует кустарничковый ярус. *Sphagnum magellanicum*, встречающийся очень редко в составе ассоциации, здесь постоянно содоминирует в моховом ярусе. Карликовая березка образует кустарниковый ярус, в ряде сообществ с ней содоминирует *Alnaster fruticosus*. *Carex aquatilis* часто выступает в роли доминанта осокового яруса, кроме этого региона в такой роли вид встречен один раз в Холмогорском р-не Архангельской обл.

В составе сообществ ассоциации отмечено 129 видов сосудистых растений и 47 видов мхов, средний состав сообществ — 18 и 5 видов соответственно.

Ассоциация в Вологодской, Архангельской, Мурманской областях приурочена к ключевым, склоновым, низинным болотам богатого питания; в Республике Коми отмечена на грядах аапа болот и в окраинных частях низинных болот.

Асс. 5. Betulo pubescentis – Sphagnetum warnstorfii nom. nov. (табл. 1)

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Sphagnum warnstorfii*, *Aulacomnium palustre*, *Rubus arcticus*.

Синонимы: Fontanetum betulosum Solonevich 34; Betula pubescens – Menyanthes trifoliata – Sphagnum warnstorfii Boch, Vasilevich 80; Sphagnetum warnstorfii betulosum Smagin 91.

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация Sphagno warnstorfiani — Caricetum lasiocarpae на севере Европейской России

Вид	Регион				
	I	II	III	IV	V
	Число описаний				
	8	4	4	18	5
D. ass					
Carex lasiocarpa	IV 2	II 1	III 1	III 1	V 2
D. all					
Sphagnum warnstorfii	V 5	V 5	V 4	V 5	V 4
Aulacomnium palustre	IV 1	V 1	II+	V 2	IV 1
Betula nana	II 1	II 1	IV 1	V 2	V 3
Carex dioica	II+	IV 1	III	II+	
Tomentypnum nitens	II 1	III 1		IV 2	
Polygonum bistorta	II+	IV 1		IV 1	
D. регионов					
Salix rosmarinifolia	II 1				
Epipactis palustris	II 1				
Eriophorum latifolium	II +	II+			
Helodium blandowii	II 1			I+	
Poa pratensis	II+	III+		II+	
Saxifraga hirculis	II+	II+		II+	
Rumex acetosa	II +	IV 1		III 1	
Sphagnum angustifolium	II 1	IV 2		III 2	
Carex diandra	I 1			II+	
C. appropinquata	III1	IV 1			
Paludella squarrosa		III+		III 1	
Sphagnum subfulvum			III 3		
Trisetum sibirica				II+	
Dianthus superbus				II+	
Sphagnum magellanicum	II 1	II 1			V 4
Chamaedaphne calyculata	III 1	II+		++	V 2
Salix lapponum	II+		II+		V+
Oxycoccus microcarpus			II+	I+	II 1
Carex aquatilis		II 1			III 2
Alnaster fruticosus					III 2
Прочие виды					
Oxycoccus palustris	V 2	V 1	III+	IV 1	III 2
Menyanthes trifoliata	IV 2	III 1	III 1	III 1	II+
Equisetum fluviatile	IV 1	IV 2	III 2	III 1	II 1
Carex rostrata	IV 1	III 1	III 1	III 1	II+
Comarum palustre	IV 2	V 1	IV 1	II 1	V 1
Andromeda polifolia	II+	II+	IV 1	IV 1	IV 1
Vaccinium uliginosum		III+	III+	I+	
Empetrum nigrum	I+	II 1	III+	++	
Carex chordorrhiza	II+	III 1		II 1	III 1
Saussurea alpina		II+	II+	I+	

Примечание. Регионы: I — Вологодская обл., II — Архангельская обл., III — Мурманская обл., IV — восточная часть Республики Коми, V — северо-восточная часть Республики Коми.

Морфология. Сообщества имеют 3-ярусное строение. Древесный ярус сомкнутостью 0.1—0.2 (редко до 0.4) и высотой 4—7 м образован березой с редкой примесью *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Alnus glutinosa* (запад Вологодской и Архангельской областей), *Pinus sibirica* (восток Республики Коми). Сомкнутый ярус болотного разнотравья образуют *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata*. В отличие от сообществ ассоциации, встреченных на болотах Северо-Запада, здесь практически не отмечен *Thelypteris palustris*, а также отсутствует осоковый ярус и главный его образователь на болотах Северо-Запада — *Carex appropinquata*. Моховой ярус слагают *Sphagnum warnstorfii*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *Mnium cinclidioides*.

Систематика, экология, география. На болотах севера России сделано всего 6 описаний ассоциации (1 — в Вологодской обл., 3 — в Архангельской обл. и 2 — в Республике Коми). Все сообщества достаточно однородны, и, сравнивая их с сообществами, описанными на Северо-Западе, их следует отнести к типичной субассоциации (Smagin 91), выделив лишь в ранге варианта (Rubus arcticus), так как они несколько отличаются по флористическому составу от встреченных южнее. Здесь высоким постоянством обладают не свойственные ассоциации на Северо-Западе виды: *Rubus arcticus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Sphagnum magellanicum*. В составе сообществ ассоциации отмечено 78 видов сосудистых растений и 29 видов мхов. Средний состав сообществ — соответственно 24 и 8.

Ассоциация занимает окраинные части низинных болот богатого питания, располагаясь на торфяной залежи мощностью около 1 м. Уровень воды лежит на глубине 0.1—0.2 м.

Порядок Calamagrostio Piceetalia Solometch 95

Союз Calamagrostio langsdorfii – Betulion pubescentis Solometch et Grigorjev 92

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Juniperus communis*, *Viola epipsila*, *Rubus arcticus*, *Caltha palustris*, *Salix jenisejensis*, *Nardosmia frigida*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

К союзу относится растительность разреженных болотных ельников, свойственных северо-восточной приуральской части Европейской России. Эти сообщества являются своеобразным дериватом сообществ Alnetalia glutinosae, распространенных южнее. Они занимают сходные с ними местообитания и имеют много общих видов, но отличаются совершенно иным составом древесного яруса и соответственно другим физиономическим обликом, а также наличием ряда видов, южнее встречающихся очень редко и для черноольшатников нехарактерных. Эти сообщества придают специфический характер болотной растительности северо-востока России, резко отличая ее от распространенной южнее и западнее.

Союз представлен одной ассоциацией.

Асс. 6. Cariceto cespitosae – Piceetum obovatae ass. nov. (табл. 1)

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Carex cespitosa*, *Sphagnum warnstorfii*, *Filipendula ulmaria*, *Pyrola rotundifolia*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Caltha palustris*, *Viola epipsila*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Crepis paludosa*, *Geum rivale*. Важным диагностическим признаком служит отсутствие видов, характерных для ассоциаций предыдущего порядка: *Tomentypnum nitens*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Betula nana*, *Sphagnum angustifolium*.

По флористическому составу близка к описанной А. И. Соломещем (1994) в Западной Сибири асс. Pyrolo rotundifoliae – Betuletum pubescentis Falinski et all. 92

em. Solometch 95, но несет переходные черты между выделенными им союзами Calamagrostio langsdorfii – Betulion pubescentis (западносибирская растительность) и Crepido paludosae – Piceion abietis (восточно-европейская).

Морфология. Сообщества ассоциации имеют один эдификаторный ярус — древесный. Он образован елью *Picea obovata* с примесью березы. *Pinus sylvestris* не встречен ни разу, но в ряде сообществ в сложении древостоя участвуют *Pinus sybirica* и *Abies sibirica*. Сомкнутость крон 0.3—0.4. Моховой ярус сплошного ковра не образует, общее покрытие мхов не превышает 50 %. Доминирует в нем, как правило, *Sphagnum warnstorfii*. Ярус болотного разнотравья не характерен для сообществ ассоциации, *Comarum palustre* и *Geum rivale* встречены почти во всех описаниях, но имеют небольшое проективное покрытие. В большинстве сообществ есть ярус высокотравья из *Filipendula ulmaria* и осоковый ярус, главным образователем которого служит *Carex cespitosa*. В некоторых сообществах выражен кустарниковый ярус из *Salix phylicifolia* и *S. jenisejensis*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 7 описаниями, сделанными в восточной приуральской части Республики Коми (Печоро-Илычский заповедник). Все описанные сообщества сходны между собой по флористическому составу, и внутриассоциационных единиц поэтому не выделено. Всего в описанных сообществах отмечено 82 вида сосудистых растений и 26 видов мхов, средний состав сообществ — 37 и 11 видов соответственно. Сообщества данной ассоциации встречены на болотах проточного увлажнения, расположенных в ложбинах стока, на приречных и приручейных болотах, имеющих маломощную торфяную залежь (до 1.5 м, как правило, она меньше 1 м). По всей глубине залежь сложена древесным или древесно-гипновым торфом.

Типовым описанием ассоциации может служить сделанное М. С. Боч описание № 18 от 15 VIII 1972, Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, болото на террасе р. Шайтановки.

Древостой — 7Е2Б1К + П, сомкнутость 0.3; подрост: *Picea obovata* (8 %), *Pinus sibirica* (1), *Abies sibirica* (1); кустарниковый ярус: *Salix phylicifolia* (+), *Juniperus communis* (1), *Rosa acicularis* (1), *Lonicera caerulea* (+), *Padus avium* (+); травяной ярус: *Filipendula ulmaria* (15), *Calamagrostis neglecta* (1), *Crepis paludosa* (1), *Valeriana officinalis* (+), *Chamerion angustifolium* (+), *Carex cespitosa* (20), *C. globularis* (+), *Trollius europaeus* (1), *Rubus arcticus* (2), *Comarum palustre* (1), *Viola epipsila* (8), *Galium palustre* (+), *Trientalis europaea* (1), *Majanthemum bifolia* (1), *Geranium sylvaticum* (3), *Melica nutans* (1), *Geum rivale* (1), *Vaccinium uliginosum* (+), *V. vitis-idaea* (1), *Pyrola rotundifolia* (+), *Vicia sepium* (+), *Equisetum pratense* (+), *Ranunculus repens* (+), *Rubus chamaemorus* (+), *Conioselinum vaginatum* (+), *Polygonum bistorta* (1), *Parnassia palustris* (+), *Gymnocarpium dryopteris* (+), *Monenses uniflora* (+), *Ramishia secunda* (+), *Nardosmia frigida* (+), *Caltha palustris* (+), *Lathyrus pratense* (+), *Cardamine pratense* (+); моховой ярус: *Sphagnum warnstorfii* (30), *Hylocomium splendens* (5), *Pleurozium schreberi* (2), *Calliergon giganteum* (5), *Mnium cinclidioides* (5), *M. pseudopunctatum* (2), *Brachythecium mildeanum* (+), *Campylium stellatum* (+), *Rhytidiadelphus triquetrus* (1), *Climacium dendroides* (2), *Dicranum polysetum* (+).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Данилова М. М. Болота юго-западных районов Пермской области // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. 1964. Т. 114. С. 79—91.

Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского севера России // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 104—116.

Смагин В. А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 7. С. 80—96.

Соломещ А. И. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации растительности (на примере системы высших единиц растительности России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, М., 1994. 36 с.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот // Растительность СССР. М., Л. 1938. Т. 1. С. 365—428.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Rybnicek K., Balatova-Tulackova E., Neuhäusl P. Prehled rostlinnych spolecenstev raselinist a mokradnich luk Ceskoslovenska. Praha, 1984. 123 s. (Studie CSAV. T. 8).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 X 1997

SUMMARY

Vegetation of the eutrophic fens was studied and their classification using floristic approach was proposed. Mire vegetation of the Russian North and especially of eutrophic fens has marked differences from that in more southern regions. Plant communities of the eutrophic fens and physiognomic appearance have their specific floristic composition, as compared with their southern analogues. North-west of Russia, spring fen vegetation is represented by communities of the order Caricion davallianae. On the north spring fens such vegetation can be found only near the western border of the region. As a rule vegetation of Russian North spring fens (swamps) has a tree layer formed by conifers, *Pinus sylvestris* and *Picea obovata* 5—9 m in height and density of canopy 0.2—0.3. Almost all communities have a compact moss cover which is formed by *Sphagnum warnstorfii* and *Tomentypnum nitens* and occasionally by *Helodium blandowii*. Such vegetation is very rarely found in the North-West. Vegetation of the north spring fens resembles that of class Alnetea glutinosae but it has differences from classic communities of this class. We consider this vegetation as separate order Betulo-Tomentypnietalia which have transitional character between classes Alnetea glutinosae and Scheuchzerio-Caricetea nigrae. This order includes one alliance (Betulo-Tomentypnenion and Sphagnenion warnstorfii), five associations (Tomentypno-Pinetum sylvestris; Tomentypno-Betuletum nanae; Pino sylvestris – Sphagnetum warnstorfii; Sphagno warnstorfiani — Caricetum lasiocarpae; Betulo pubescentis — Sphagnetum warnstorfii). The specific feature of North Urals is spruce swamps. Their communities are included in association Cariceto cespitosae – Piceetum obovatae, which in turn are included in order Calamagrostio-Piceetalia and class Alnetea glutinosae.

УДК 581.524.323.7 (470.21)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© Н. Е. Королева

ОБЗОР РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ В УСТЬЕ РЕКИ ВАРЗУГИ (ТЕРСКИЙ БЕРЕГ, КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

N. E. KOROLEVA. WHITE SEA SHORE PLANT COMMUNITIES IN THE VARZUGA RIVER MOUTH (TERSKY BEREG, KOLA PENINSULA)

Описана прибрежная растительность северного побережья Белого моря в районе современных эоловых отложений. Выделено 5 ассоциаций (в том числе 1 новая) и 2 синтаксона неопределенного ранга.

Ключевые слова: синтаксон, классификация сообществ, Терский берег, Кольский п-ов, прибрежная растительность.

Процесс формирования приморского ландшафта и его растительности является предметом постоянного интереса геоботаников. Наиболее хорошо обследованы побережья Средней и Северной Европы (Nordhagen, 1939, 1940, 1955; Tüxen, 1966; Passarge, Passarge, 1973; Olsson, 1974; Thannheiser, 1974, 1987, 1995) и части арктических побережий Канады, Исландии и Гренландии (Thannheiser, 1991; Daniëls, Molenaar, 1993). Сведения о растительности побережий российских северных морей и ее динамике крайне немногочисленны. Задача данного исследования — синтаксономический анализ растительности северного побережья Белого моря в районе интенсивного воздействия ветровой эрозии.

Материал и методика

Исследования проводили на Терском берегу Белого моря (Кольский п-ов), в окрестностях с. Кузомень. Геоморфологические особенности района исследований — ровная линия побережья и система береговых террас, обусловленных морской аккумуляцией. Преобладающая подстилающая порода — слоистые красно-коричневые песчаники, перекрытые послеледниковыми морскими, а в устьевых участках рек — значительными аллювиальными отложениями. В устье р. Варзуги находится самый крупный на полуострове и один из самых крупных на беломорском побережье массив эоловых отложений (Геологическое..., 1958).

Климат континентальный, с умеренно холодной зимой и коротким и холодным летом, средняя температура самого холодного месяца (февраль) −11.2 °С, а самого теплого (июль) — 12.6 °С; за год выпадает 560 мм осадков (Справочник..., 1965, 1968). Особенностью района являются сильные ветры, скорость которых достигает максимума (28—30 м/сек) в ноябре—декабре. Песчаный субстрат интенсивно разрушается при ветре, дующем со скоростью 8—14 м/сек, а ветер со скоростью более 15 м/сек порождает песчаную бурю.[1]

Исследованный район располагается в северной полосе североевропейской таежной провинции (Исаченко, Лавренко, 1980). Преобладающие растительные сообщества — лишайниково-кустарничковые сосновые леса из *Pinus friesiana* Wichura. Полоса лесотундровой редины отделяет леса от приморских кустарничковых пустошных сообществ, которые простираются вдоль морского побережья. Широко распространены кустарничково-морошково-сфагновые грядово-мочажинные и кочковато-мочажинные болота.

Первые свидетельства о стоянках человека на Терском берегу, и в частности в устье р. Варзуги, относятся к концу позднеледникового времени (Ушаков, 1972). Первые поселения были основаны в X в. С увеличением и укрупнением поселений началось развитие оленеводства и вовлечение все больших земель в сельскохозяйственный оборот. Первое упоминание о движении песков в окрестностях с. Кузомень и о первых попытках их закрепления относится к концу XIX в. В середине XX в. процесс разрушения достиг своего пика, чему способствовали интенсивный выпас скота и распашка песчаных почв. В результате село пришло в упадок, сельскохозяйственное использование земель прекратилось. Но даже после 30 лет отсутствия антропогенного воздействия процесс ветровой эрозии субстрата в устье р. Варзуги продолжается с вовлечением новых участков окружающих лесов и приморских территорий. Сейчас площадь эродированных земель составляет около 1600 га.

В ходе полевых сезонов 1990 и 1991 гг. было сделано 65 описаний как естественной, так и нарушенной прибрежной растительности в устье р. Варзуги и в окрестностях с. Кузомень. Кроме того, было описано 25 площадок вдоль профиля, пересекающего зоны выдувания и аккумуляции песка. При выполнении описаний использовали комплексную шкалу оценки покрытия/обилия Браун-Бланке. Размеры пробной площади для выполнения описания варьировали: 1 × 10 м в сообществах берегового вала, 2 × 2 м в сомкнутых кустарничковых сообществах, 5 × 5 м в дюнных сообществах и группировках, открытые растительные группировки воронок выдувания описывали в границах всей группировки.

Классификация растительности выполнена по методу Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973) с некоторыми модификациями ((Daniëls, 1982). При характеристике синтаксонов приведены диагностические виды, включающие в себя характерные и дифференцирующие.

Названия новых синтаксонов даны в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Barkman et al., 1986). Названия видов приводятся по следующим

[1] Данные Л. А. Казакова (Меры по мелиорации берегов северных морей в эродированных районах: Отчет НИР 1995 г. Фонды Полярно-альпийского ботанического сада-института, г. Кировск).

источникам: сосудистые растения — Черепанов, 1995; листостебельные мхи — Игнатов, Афонина, 1992; печеночники — Константинова и др., 1992; лишайники — Santesson, 1993.

Результаты и обсуждение

Вдоль берегового вала простираются монодоминантные сообщества с господством *Leymus arenarius*, относящиеся к ассоциации Honckenyo-Elymetum arenarii (Galiano 1959) Tüxen 1966 (табл. 1). Сообщества могут испытывать воздействие соленой морской воды лишь во время штормов. Местообитания сильно захламлены штормовыми выбросами. Ассоциация имеет широкое распространение на арктических побережьях Евразии (Thannheiser, 1991), где отличается высоким флористическим единообразием. На песчаных пляжах Баренцева моря был описан экологический ряд синтаксонов (субассоциаций и вариантов данной ассоциации), сменяющих друг друга по мере удаления от линии прилива (Kalela, 1939; Thannheiser, 1974). На Терском берегу дифференциация сообществ в пределах довольно узкого берегового вала не выражена и оснований для выделения субассоциаций нет.

ТАБЛИЦА 1

Растительные сообщества дюн и берегового вала

Вид	Союз Honckenyo-Elymion arenariae (Galiano 1959) Tüxen 1966		
	Тип сообщества Agrostis straminea	Асс. Elymo-Festucetum arenariae (Regel 1923) Nordhagen 1955	Асс. Honckenyo-Elymetum arenariae (Galiano 1959) Tüxen 1966
	Число описаний		
	10	10	9
Д. в. союза Honckenyo-Elymion arenariae			
Leymus arenarius (х)	I^{1}	V^{+-3}	V^{+-1}
Д. в. типа сообщества Agrostis straminea			
Agrostis straminea (х)	III^{+-1}		
Д. в. асс. Elymo-Festucetum arenariae			
Rumex graminifolius (д)	III^{+-1}	IV^{+-1}	I^{+}
Festuca arenaria (д)		IV^{+-1}	I^{+}
Д. в. асс. Honckenyo-Elymetum arenariae			
Honckenya oblongifolia (х)			IV^{+}
Lathyrus aleuticus (х)			II^{+-1}
Mertensia maritima (х)			II^{+}
Прочие виды			
Polytrichum piliferum	I^{1}	II^{1-3}	I^{+}
Solidago lapponica	—	II^{+-1}	II^{+}
Luzula spicata	I^{1}	I^{+}	
Empetrum hermaphroditum		I^{+-1}	
Polytrichum juniperinum		II^{+-1}	

Примечание к табл. 1—3. Д. в. — диагностические виды; римские цифры обозначают константность, арабские — проективное покрытие в баллах, буквой «х» помечены характерные виды, буквой «д» — дифференцирующие виды.

За береговым валом в вытянутых вдоль берега моря мезопонижениях, периодически (во время штормов и сизигийных приливов) подтапливаемых морской водой, расположены фрагменты приморских лугов. В сомкнутом травяном ярусе преобладают галофиты *Carex maritima*, *C. subspathacea*, *Plantago maritima*, кроме них встречаются *Parnassia palustris*, *Festuca arenaria*, *Armeria labradorica*, моховой ярус составлен синузиями печеночников *Gymnocolea inflata*, *Cephalozia* sp., *Cephaloziella grimsulana*, *Scapania obcordata*. Эти сообщества были отнесены к ассоциации Festuco-Caricetum glareosae Nordhagen 1954, Carex maritima-var. (Elven, Johansen, 1983). На побережье Баренцева моря (Kalela, 1939; Thannheiser, 1974; Siira, 1987) и на Кандалакшском берегу Белого моря (Бреслина, 1980) эта ассоциация занимает крайнее положение в ряду синтаксонов приморских маршей при переходе к кустарничковым и травяно-кустарничковым сообществам геолиторали. Геоморфологические условия Терского берега (отсутствие бухт, заливов) не способствуют образованию приморских маршей, и фрагменты галофитной растительности встречаются изредка в устьевых участках рек и ручьев в непосредственной близости с сообществами берегового вала.

На первой приморской террасе распространены вороничные кустарничковые сообщества, описанные в рамках ассоциации Arctostaphylo alpini–Empetretum hermaphroditi (Zinserling 1935) Koroleva 1994, subass. typicum и inops (табл. 2). Чередованию гряд и ложбин первой приморской террасы соответствует и неоднородность растительного покрова: в отрицательных элементах мезорельефа (неглубоких ложбинах), где зимой накапливается снег и растения находят защиту от снеговой корразии, формируются многоярусные сообщества субассоциации Arctostaphylo alpini–Empetretum hermaphroditi subass. typicum (табл. 2).

На грядах 0.5—1.0 м выс. расположены кустарничковые сообщества с крайне упрощенной вертикальной структурой. *Empetrum hermaphroditum* и *Arctous alpina*, имеющие простратную форму, образуют кустарничковый ярус; присутствуют синузии хионофобных кустистых лишайников (табл. 2), субасс. Arctostaphylo alpini–Empetretum hermaphroditi subass. inops . Кроме того, на грядах, на воронках выдувания от нескольких дециметров до нескольких десятков метров в диам., представляющих собой первую стадию эрозии песчаного субстрата, обычны несомкнутые растительные сообщества, составленные немногочисленными сосудистыми растениями (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Juncus trifidus*), а также пионерными синузиями мхов (*Polytrichum piliferum*) и хионофобных лишайников (*Sphaerophorus globosus*, *S. fragilis*, *Bryocaulon divergens* и др.). Такие сообщества отнесены нами к синтаксону неопределенного ранга Empetrum hermaphroditum–Spaerophorus globosus (Koroleva, 1994).

Наряду с вороничными кустарничковыми сообществами на границе между первой и второй приморскими террасами распространены кустарничково-лишайниковые сообщества с участием *Calluna vulgaris*, отнесенные к ассоциации Calluno-Cladinetum Bogdanovskaya-Gienef 1928 (табл. 2). Здесь также выражено влияние мезорельефа на структуру растительного покрова: в мочажинах обычны сфагновые и печеночные мхи, на кочках и грядах — кустарнички и лишайники.

Кустарничковые сообщества с преобладанием *Empetrum nigrum* и *Calluna vulgaris* широко распространены на побережьях Центральной и Северной Европы и описаны в рамках союзов Empetrion nigrae Böcher 1943, Phyllodoco-Vaccinion myrtilli Nordhagen 1936 и Oxycocco-Empetrion hermaphroditi Nordhagen 1936 (Smidt, 1967; Barendregt, 1982). Для южной полосы субарктических тундр Кольского п-ва на побережьях Баренцева и Белого морей более всего характерны вороничные кустарничковые сообщества, которые относятся к союзу Phyllodoco-Vaccinion myrtilli (Koroleva, 1994); их особенностью является участие арктоальпийских и гипоарктических видов, а также большая доля бореальных видов. На всем Терском берегу сообщества ассоциации Arctostaphylo alpini–Empetretum hermaphroditi простираются вдоль береговой линии полосой, ширина которой увеличивается в направлении на восток и северо-восток. В районе исследований эти сообщества в наибольшей степени под-

ТАБЛИЦА 2

Кустарничковые прибрежные сообщества

Вид	Союз Phyllodoco-Vaccinion myrtilli Nordhagen 1936		Союз Oxycocco-Empetrion hermaphroditi Nordhagen 1936
	Асс. Arctostaphylo alpini—Empetretum hermaphroditi (Zinserling 1935) Koroleva 1994		Асс. Calluno-Cladinetum Bogdanovskaya-Gienef 1928
	Субасс. typicum	Субасс. inops	
	Число описаний		
	9	2	6
Д. в. асс. Arctostaphylo alpini—Empetretum hermaphroditi			
Arctous alpina (д)	IV^{+-4}	4	
Ptilidium ciliare (д)	IV^{+-2}	+	IV^{+-1}
Pleurozium schreberi (д)	III^{2-5}		III^{3-5}
Д. в. асс. Calluno-Cladinetum			
Andromeda polifolia (д)	II^{+-3}		V^{+-3}
Calluna vulgaris (д)			IV^{3-5}
Cladonia rangiferina (д)	II^{+-2}		IV^{1-3}
C. stellaris (д)	I^{+}		IV^{+-2}
C. uncialis (д)	I^{+}	1	III^{+}
Прочие виды			
Empetrum hermaphroditum	V^{+-5}	4	III^{+-1}
Vaccinium uliginosum	III^{+-4}	1	IV^{+-2}
Festuca ovina	II^{+}	+	I^{+}
Cetraria islandica	IV^{+-3}	+	II^{+-3}
Flavocetraria nivalis	II^{+-2}	+	II^{+}
Vaccinium vitis-idaea	III^{+-2}		IV^{+}
Ledum palustre	II^{+-2}	+	
Rubus chamaemorus	I^{+}		I^{+}
Polytrichum commune	II^{1-2}		IV^{+-2}
P. juniperinum	III^{+-3}		I^{+}
Hylocomium splendens	I^{2-3}	+	
Cladonia mitis	III^{+-2}		IV^{3-5}
C. amaurocraea	II^{+}		I^{+}
Sphaerophorus globosus	II^{+-1}		I^{+}
Flavocetraria cucullata	III^{+-1}		
Betula nana	II^{1-4}		
Oxycoccus microcarpus			II^{+-1}
Equisetum arvense	II^{+}		
Dicranum fuscescens	II^{+-1}		
Calliergon stramineum			II^{1}
Sphagnum fuscum			II^{3}
Orthocaulis kunzeanus	II^{+}		
Cephalozia bicuspidata			II^{+}
Gymnocolea inflata			II^{+}
Cetraria ericetorum			II^{+-2}
Alectoria nigricans	II^{+-2}		
Juniperus sibirica	I^{1}		
Chamaepericlymenum suecicum	I^{+-1}		
Baeothryon cespitosum			I^{3}
Dicranum elongatum			I^{1}
Barbilophozia lycopodioides	I^{+}		

ТАБЛИЦА 3

Растительные сообщества асс. Gymnocoleo inflatae-Juncetum filiformis ass. nov.

Номер описания	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	Константность
Проективное покрытие, %:											
общее	90	100	100	75	25	15	10	50	100	100	
травяно-кустарничковый ярус	75	75	25	25	20	10	10	45	10	10	
мхи	15	100	100	55	5	5	1	5	100	100	
лишайники		1	<1	<1	<1		<1		<1	5	
Д. в. ассоциации											
Juncus filiformis (д)	3	3	1	3	3	1	+				IV^{+-3}
Gymnocolea inflata (д)		3	3		+	+			4	5	III^{+-5}
Прочие виды											
Andromeda polifolia		1	+			+		+			III^{+-1}
Empetrum hermaphroditum	1		1	+		+	2	2	1	1	IV^{+-2}
Vaccinium uliginosum	1	+	1		+			+	1		III^{+-2}
Polytrichum commune	1			1		+	+	+		2	III^{+-2}
Cephalozia bicuspidata	1	2		3					+	3	III$^{1-3}$
Scapania sp.	1	1			1				+	2	III$^{1-2}$
Calluna vulgaris	1		1	2				2			II$^{1-2}$
Vaccinium vitis-idaea	+		+	+							II^{+}
Carex bigelovii		1	3	3							II$^{1-3}$
Juncus balticus					+	1	+				II^{+-1}
Polytrichum jensenii	1	1	1								II^{1}
Stereocaulon sp.			+	+	+				+	+	II^{+}
Armeria labradorica		+							+	+	I^{+}

Примечание. Кроме того, в сообществах (указаны в скобках) встречены с покрытием «+» следующие виды: цветковые — *Carex concolor* (*6*), *C. maritima* (*3, 5*), *Luzula spicata* (*6*), *Oxycoccus microcarpus* (*8*), *Parnassia palustris* (*3, 5*), *Pinguicula alpina* (*3, 5*), *Plantago maritima* (*3, 9*), *P. schrenkii* (*9*), *Rumex graminifolius* (*6*), *Solidago lapponica* (*2*, покрытие 2); мхи — *Aulacomnium palustre* (*8*), *Pohlia nutans* (*1, 4*), *Polytrichum juniperinum* (*6, 8*); лишайники — *Cetraria islandica* (*3*, покрытие 1), *Cladonia coccifera* (*4, 9*), *C. rangiferina* (*3*), *Flavocetraria cucullata* (*3*), *F. nivalis* (*4*), *Orthocaulis kinzeanus* (*3*), *Pleurocladula albescens* (*2, 10*), *Scapania hyperborea* (*3*).

вержены воздействию ветровой эрозии, современное их распространение ограничивается небольшими участками на границе с дюнным комплексом. Кустарничково-лишайниковые сообщества с преобладанием *Calluna vulgaris* характерны для олиготрофных и дистрофных болот Прибеломорья, по Терскому берегу проходит северная граница их ареала (Юрковская, 1980).

Современные эоловые формы рельефа в исследованном районе включают в себя ровные дефляционные поверхности, полностью лишенные растительности, а также дюнные цепи и отдельные дюны. Дюнный комплекс состоит из 4 морфологически выраженных зон. Из них растительностью покрыты только 3: невысокие (около 0.5 м) эмбриональные дюны, а также наиболее стабильные как субстрат для дальнейшего поселения растений вторичные и третичные дюны, часто соединенные в цепи. Первичные подвижные дюны достигают 3 м выс. и движутся со скоростью 6 м в год. При перемещениях песка с наветренной стороны дюны на подветренную местами обнажаются погребенный гумусовый горизонт и стволики кустарничков.

На эмбриональных, вторичных и третичных дюнах распространены открытые и монодоминантные сообщества с преобладанием *Leymus arenarius*, отнесенные к ассоциации Elymo-Festucetum arenariae (Regel 1923) Nordhagen 1955 (табл. 1). В междюнных депрессиях находятся группировки Agrostis straminea (табл. 1).

Дюнные комплексы протяженностью в несколько километров часто встречаются на побережьях Северной Европы (Thannheiser, 1974; Willers, 1988), где описано несколько синтаксонов, представляющих экологический и сукцессионный ряд растительных группировок и сообществ разных стадий развития дюн: сообщества с преобладанием высоких длиннокорневищных злаков → низкотравные луга → кустарничковые сообщества, заросли кустарников и дюнные хвойные леса (Tüxen, 1967). В исследованном районе представлена лишь первая стадия зарастания дюн — сообщества и группировки из *Leymus arenarius*. Биологические особенности *L. arenarius* (быстрый рост, образование большого числа побегов, высокая жизненность и способность к хорошему семенному воспроизводству) позволяют ему «следовать» за перемещающейся дюной, сохраняя доминирующие позиции; степень закрепленности субстрата в таких сообществах невелика.

В том случае, когда выдувание достигает капиллярной каймы грунтовых вод и процесс разрушения субстрата прекращается, формируются растительные сообщества, описанные в рамках ассоциации Gymnocoleo inflatae–Juncetum filiformis ass. nov. (табл. 3, типовое описание *3*). Дифференцирующие виды ассоциации — *Juncus filiformis* и *Gymnocolea inflata*. Сообщества широко распространены на первой приморской террасе, сразу за береговым валом. Рельеф местообитаний ровный, микрорельеф выражен в виде плоских повышений 0.5—2.0 м в диам., до 0.1 м выс. Режим увлажнения постоянно избыточный, грунтовые воды залегают на глубине до 0.5 м от поверхности. Растительные сообщества в этих местообитаниях испытывают воздействие таких факторов, как зимнее иссушение, затопление во время осенних и весенних паводков, а во время заморозков — образование ледяной корки. На повышениях микрорельефа поселяются кустарнички (*Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) и ивы (*Salix glauca*), обычные для сообществ ассоциации Calluno-Cladinetum. Дальнейший ход синдинамики предположительно приведет к формированию заболоченных растительных сообществ с преобладанием на межгрядовых пространствах ситников и осок, а на кочках и грядах — эрикоидных кустарничков.

Заключение

Для прибрежных растительных сообществ района исследований характерно относительно невысокое синтаксономическое разнообразие по сравнению с побережьями Баренцева и Северного морей, а также другими участками беломорского побережья. Это объясняется как геоморфологическими и климатическими особенностями Терского берега, так и сильной дефляцией песчаных отложений в устье р. Варзуги.

На дюнных цепях и отдельных дюнах представлена лишь первая стадия их зарастания — сообщества и группировки ассоциации Elymo-Festucetum arenariae (Regel 1923) Nordhagen 1955, что объясняется относительной молодостью дюнного ландшафта и длительным антропогенным влиянием на прибрежные экосистемы, усиливающим воздействие ветровой эрозии.

Кустарничковые растительные сообщества ассоциации Arctostaphylo alpini–Empetretum hermaphroditi (Zinserling 1935) Koroleva 1994 в наибольшей степени подвержены разрушению при воздействии ветровой эрозии, и их естественное восстановление представляется невозможным. Поэтому, очевидно, необходима разработка природоохранных мероприятий не только для лесных экосистем Терского берега, но и для приморских пустошных сообществ.

Данная статья была завершена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 97-04-4898).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 265—372.

Бреслина И. П. Приморские луга Кандалакшского залива Белого моря // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 132—143.

Геологическое описание // Геология СССР. М., 1958. Т. 27. Мурманская область. Ч. 1. С. 180—247.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1(1-2). С. 1—87.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Том. 1(1-2). С. 87—127.

Справочник по климату СССР. Вып. 2: Мурманская область. Ч. 2: Температура воздуха и почвы, Л., 1965. 144 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 2: Мурманская область. Ч. 4: Влажность воздуха, осадки и снежный покров, Л., 1968. 173 с.

Ушаков И. Ф. Кольская земля. Мурманск, 1972. 672 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрковская Т. К. Сфагновые болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 303—306.

Barendregt A. The coastal heathland vegetation of the Netherlands and notes on inland Empetrum heathlands // Phytocoenologia. 1982. Vol. 4. N 10. P. 425—462.

Barkman J. J., Moravec J. J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature. 2nd. ed. // Vegetatio. 1986. Vol. 67. P. 145—195.

Daniëls F. J. A. Vegetation of the Angmassalik District, Southeast Greenland, IV. Shrubs, dwarf shrubs and terricolous lichens // Medd. Gronl. Biosci. 1982. N 10. P. 1—78.

Daniëls F. J. A., Molenaar J. G. de. Dry coastal ecosystems of Greenland // Ecosystems of the World. 2A, Dry coastal ecosystems. Polar regions and Europe / Ed. by E. van der Maarel. Amsterdam etc., 1993. P. 39—50.

Elven R., Johanssen V. Havstrand Finnmark. Flora, vegetation og botaniske verneverdier // Publ. Miljøverndepartementet. 1983. T. 541. 357 s.

Kalela A. Über Wiesen und wiesenartige Pflanzengesellschaften auf der Fisherhalbinsel in Petsamo Lapland // Acta Forestalia Fennica. 1939. Vol. 48. N 2. S. 1—523.

Koroleva N. E. Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // J. Veg. Sci. 1994. T 5. P. 803—812.

Nordhagen R. Studies über die maritime Vegetation Norvegens. I. Die Pflanzengesellschaften der Tangwälle // Bergens Mus. Årb. Naturv. Rekke. 1939/1940. N 2. S. 1—123.

Nordhagen R. Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmark (Norway) // Vegetatio. 1954. N 5-6. P. 381—394.

Nordhagen R. Studies on some plant communities on sandy river banks and sea shores in eastern Finmark // Arch. Soz. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo». 1955. N 9. P. 207—225.

Olsson H. Studies on South Swedish sand vegetation // Acta Phytogeogr. Suecica. 1974. N 60. P. 1—176.

Passarge G., Passarge H. Zur sociologischen Gliederung von Sandstrand-Gesellschaften der Ostseeküste // Feddes Repertorium. 1973. Bd 3. H. 84. 231—258.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Siira J. On the vegetation and ecology of saline and brackish marshes in Finnmark (Norway) // Aquilo. Ser. Bot. 1987. T. 24. P. 15—36.

Smidt J. T. de. Phytogeographical relations in the North West European heath // Acta Bot. Neerlandica. 1967. N 15. P. 630—647.

Thannheiser D. Beobachtungen zur Küstenvegetation der Varanger-Halbinsel (Nord-Norvegen) // Polarforschung. 1974. N 2. S. 148—160.

Thannheiser D. Vergleichende ökologische Studien an der Küstenvegetation am Nordatlantik // Berl. geogr. Studien. 1987. H. 25. S. 285—299.

Thannheiser D. Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone // Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 1991. H. 3. S. 21—42.

Thannheiser D. Die Küstenvegetation auf Island und den Faroer-Inseln // Kölner Geogr. Arb. 1995. H. 66. S. 109—120.

Tüxen R. Über nitrophile Elymus-Gesellschaften an nordeuropaischen, nordjapanischen und nordamerikanischen Küsten // Ann. Bot. Fenn. 1966. N 3. S. 358—367.

Tüxen R. Pflanzensociologische Beobachtungen an südwestnorwegischen Küsten-Dünengebieten // Aquilo. Ser. Bot. 1967. N 6. S. 241—272.

Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation Science, V. Ordination and classification of communities. The Hague, 1973. P. 617—626.

Willers T. Die Vegetaiton der finnishen Küstendünen // Norden. 1988. H. 6. S. 41—88.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кировск

Получено 16 XII 1997

SUMMARY

Phytosociological survey of the White Sea shore plant communities in the Varzuga River Mouth using Braun-Blanquet approach is presented. Ass. Honckenyo-Elymetum arenariae (Galiano 1959) Tüxen 1966 is described on the sand beach. Halophilous vegetation is fragmented and ascribed to the Carex maritima–var. of Festuco-Caricetum glareosae Nordhagen 1954. The vegetation of the dunes belongs to the ass. Elymo-Festucetum arenariae (Regel 1923) Nordhagen 1955, with Agrostis straminea–com. stands in small depressions. The deflation lowlands are occupied by ass. Gymnocoleo inflatae-Juncetum filiformis ass. nova. Heath vegetation of the sea shore is presented by ass. Arctostaphylo alpini-Empetretum hermaphroditi (Zinserling 1935) Koroleva 1994 and Calluno-Cladinetum Bogdanovskaya-Gienev 1928. Open plant communities of Sphaerophorus globosus–Empetrum hermaphroditum-com. are situated on the single sand-blown sites.

УДК 581.524

Бот. журн., 1999 г. т. 84, № 10

© Н. И. Андреяшкина, Н. В. Пешкова

О ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНЫХ ТУНДР УРАЛА

N. I. ANDREYASHKINA, N. V. PESHKOVA. ON THE HORIZONTAL STRUCTURE OF VEGETATION OF THE MOUNTAIN TUNDRAS OF THE URALS

Изучали структуру и продуктивность горных тундр Полярного, Северного и Южного Урала и устойчивость их к вытаптыванию. Установлено, что корреляционные связи между запасами надземной биомассы основных групп растений (цветковые, мхи, лишайники) и их отдельных компонентов достаточно четко отражают пространственную структуру горных тундр. В горных тундрах Урала связи между растениями выражены слабо.

Ключевые слова: структура сообщества, надземная биомасса, корреляция.

Как известно, понятие структуры растительного сообщества сводится к закономерностям пространственного размещения его компонентов. Различают вертикальную (ярусы) и горизонтальную структуры. Горизонтальная неоднородность, или мозаичность, свойственная большинству тундровых сообществ, порождается экотопическими факторами, но иногда обусловлена морфологическими особенностями видов. Мозаичность может быть едва заметной либо хорошо выраженной.

Если придерживаться взгляда на структуру сообщества как на отражение взаимоотношений растений (Шенников, 1964), то один из основных признаков, по которому судят о характере взаимосвязи компонентов, — это количественное соотношение между видами или группами видов. Существует ряд методов оценки структуры с использованием разных количественных показателей. Однако универсальной функциональной характеристикой любого сообщества считается запас биомассы (Программа..., 1966; Одум, 1975; Лекявичюс, 1986). Так как не существует единого мнения

(Миняев, 1963; Норин, 1979) о взаимоотношениях растений в тундровых сообществах, до сих пор выделение территориально отграниченных структурных частей сообщества имеет большое фитоценологическое значение и важно для понимания структуры сообщества (Корчагин, 1976).

По нашим данным, в тундровых сообществах, где корневые системы смыкаются, осуществляется довольно тесная корреляционная связь ($\eta = 0.80$ при $p < 0.05$) между запасами надземной и подземной биомасс цветковых растений. Поэтому следует ожидать и наличия взаимоотношений между отдельными компонентами в надземной сфере.

Цель данной работы — оценить структуру горных тундр Урала с помощью анализа корреляционных связей между запасами надземной биомассы основных групп растений (цветковые, мхи, лишайники) и их отдельных компонентов.

Материал и методика

Изучали продуктивность горных тундр Полярного (гора Сланцевая), Северного (гора Косьвинский Камень) и Южного (гора Иремель) Урала (табл. 1) и их устойчивость по отношению к фактору вытаптывания. Исследуемый ряд сообществ (с общим проективным покрытием растений не ниже 80 %) относится к наиболее продвинутым стадиям развития горнотундровой растительности.

Лишайниковые горные тундры (участки 1—4) встречаются небольшими пятнами на склонах и реже на выровненных поверхностях с щебнистыми грунтами. До 10—20 % территории каждого участка занято выходами горных пород. Лишайниковый покров образован в основном кустистыми лишайниками (названия по: Faltynowicz, 1993): *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. stellaris* (Opiz.) Brodo, *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. islandica* (L.) Ach. Среди мхов (названия по: Игнатов, Афонина, 1992) наиболее распространены: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (участок 1), *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr. (уч. 2), *D. fuscescens* Turn., *Polytrichum piliferum* Hedw. и *Ptilium* sp. (уч. 3), *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp in B. S. G. (уч. 4).

Верхний ярус высотой до 15 см представлен цветковыми растениями (названия по: Черепанов, 1981). В осоково-лишайниковой с ивой тундре доминирует *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein., встречаются *Polygonum bistorta* L., *P. viviparum* L., *Festuca igoschiniae* Tzvel. В ситниково-мохово-лишайниковой тундре доминирует *Juncus trifidus* L., относительно равномерно распределены на фоне лишайников *Hieracium iremelense* Juxip и *Carex brunnescens* (Pers.) Poir. В состав этого же яруса входит ива *Salix glauca* L.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные сообщества

Номер участка	Сообщество	Местонахождение	Номер участка	Сообщество	Местонахождение
1	Осоково-лишайниковая с ивой тундра	Гора Иремель	4	Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра	Гора Косьвинский Камень
2	Ситниково-мохово-лишайниковая тундра	» »	5	Кустарничково-лишайниково-моховая тундра	Гора Сланцевая
3	Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра	Гора Сланцевая	6	Травяно-моховая тундра	Гора Иремель
			7	Ерниково-моховая тундра	Гора Сланцевая

В сообществах северных регионов Урала выражен кустарничковый ярус. В кустарничково-мохово-лишайниковой тундре на горе Сланцевой представлена брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. с примесью осок *Carex bigelowii* и *C. globularis* L. В аналогичном сообществе на горе Косьвинский Камень доминирует *Vaccinium uliginosum* L. и довольно обильны *Empetrum hermaphroditum* Hagerup и *Polygonum bistorta* L.

На двух участках (уч. 1 и 2) выражена мелкоконтурная мозаичность. Мозаику создают приуроченные к незначительным депрессиям нанорельефа (10—15 см в диам., глубина 5 см) побеги ивы в осоково-лишайниковой с ивой тундре и пятна мхов в ситниково-мохово-лишайниковой тундре. Участок кустарничково-мохово-лишайниковой тундры (гора Косьвинский Камень, уч. 4) имеет выровненную поверхность; мозаичность наблюдается только в пределах нижнего яруса, где лишайники и мхи образуют чистые или смешанные пятна разных размеров. В сильно каменистой тундре на горе Сланцевой (уч. 3) мозаичность не выражена: цветковые растения формируют разреженный ярус, а мхи прорастают сквозь лишайниковую подушку.

Кустарничково-моховые горные тундры также широко распространены на склонах. Для анализа взят участок (уч. 5) на пологом склоне горы Сланцевой с суглинисто-щебнистыми грунтами, где условия увлажнения благоприятны для произрастания как зеленых мхов (*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.), так и цветковых растений. Представлен нанорельеф с колебаниями высоты до 5—15 см и заметна мозаика пятен *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala* L. и *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. на фоне сравнительно однородного покрова мхов с примесью лишайников.

Травяно-моховая (гора Иремель, уч. 6) и ерниково-моховая (гора Сланцевая, уч. 7) горные тундры занимают значительные по площади выположенные пространства с обильным увлажнением. Так как почвенно-грунтовые условия выровнены, растительный покров по сравнению с типами тундр, представленных на участках 1—5, характеризуется наибольшей однородностью. В травяно-моховой тундре хорошо развит моховой покров из *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*; среди цветковых растений наибольшим обилием характеризуются *Polygonum bistorta*, *Carex vaginata* Tausch, *Festuca igoschiniae*. В кустарниковой тундре ерник *Betula nana* L. с примесью ивы образует ярус сомкнутостью 0.5—0.6 и высотой 30 см. Такой же высоты достигает *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. Над моховым покровом (виды *Aulacomnium*, *Polytrichum juniperinum*, виды *Dicranum*) приподнимается морошка *Rubus chamaemorus* L.

Все пробные площади (размером 3×3, 5×5, 10×10 м в 2—3-кратной повторности) отобраны близ нижней границы горнотундрового пояса. Для оценки запаса и структуры надземной биомассы в разгар вегетационного сезона систематическим методом взяты серии по 16 учетных площадок 25×25 см (ошибка средних — в пределах 15 % по всем основным компонентам). Связь между запасами биомассы отдельных компонентов оценена с помощью коэффициента корреляции r и корреляционного отношения η (полный корреляционный анализ выполнен на ЭВМ СМ-3). В данной работе анализируются корреляционные связи, выявленные как на ненарушенных (контрольных), так и на нарушенных в результате имитации рекреационного эффекта (нагрузка 800 шагов/м^2) площадках.

Результаты и их обсуждение

Анализ структуры надземной биомассы показал, что в лишайниковых горных тундрах доминируют кустистые лишайники (41—79 %), в кустарничково- и травяно-моховых горных тундрах цветковые растения и мхи представлены примерно в равных весовых соотношениях на единицу площади, в кустарниковых (ерниково-моховых) горных тундрах господствуют цветковые растения (85 %).

Анализ корреляционных связей (достоверных при $p < 0.05$) между запасами биомассы основных групп растений (цветковые, мхи, лишайники) и их отдельных

ТАБЛИЦА 2

Корреляционные связи между запасами надземной биомассы некоторых компонентов горных тундр Урала (достоверны при $p < 0.05$)

Номер участка	Компоненты сообщества	r	$\eta_{A/B}$	$\eta_{B/A}$
1	Травянистые и лишайники	–	–	0.50
	Carex bigelowii — *Cladonia furcata*	–0.64	0.71	0.75
	Festuca igoschiniae — *Cladonia amaurocraea*	0.56	0.61	0.57
	Cladonia furcata — *Cetraria islandica*	–	0.52	0.53
2	Травянистые и лишайники	–	–	0.51
	Hieracium iremelense — лишайники	–0.57	0.57	0.64
	Carex brunnescens — лишайники	–	0.48	0.54
	Juncus trifidus — *Cladina arbuscula*	–	0.53	0.57
	Травянистые — мхи	–0.57	0.60	0.58*
	Juncus trifidus — мхи	–	–	0.61*
	Juncus trifidus — *Hieracium iremelense*	–0.51	0.59*	0.52*
	Juncus trifidus — *Carex brunnescens*	–0.64	0.65	0.71
	Hieracium iremelense — *Carex brunnescens*	0.50	0.51	0.56
	Cladina arbuscula — *C. stellaris*	–	–	0.51
	Cladina rangiferina — *Cetraria cucullata*	–	–	0.51
3	*Vaccinium vitis-idaea* — травянистые	–0.63*	0.63*	0.67*
4	*Vaccinium uliginosum* — *Cetraria* sp. sp.	0.56	0.57	0.56
	Травянистые — *Cladina* sp. sp.	–	–	0.57
	Мхи — лишайники	–0.63	0.70	0.70
	Мхи — *Cetraria* sp. sp.	–0.53	0.69	0.54
	Мхи — *Alectoria* sp.	–0.53	0.63	0.78
	Racomitrium sp. — *Cetraria* sp. sp.	–0.52	0.78	0.52
	Hylocomium sp. — *Cladina arbuscula*	–0.62	0.70	0.62
	Aulacomnium sp. — *Cetraria cucullata*	–	–	0.85
	Hylocomium sp. — *Alectoria* sp. sp.	–	0.56	0.57
	Empetrum sp. — *Polygonum bistorta*	0.55	0.55	0.56
5	Цветковые — *Cetraria* sp. sp.	–0.55	0.68	0.70
	Vaccinium uliginosum — *Cetraria* sp. sp.	–0.56	0.57	0.57
	Vaccinium uliginosum — *Dryas octopetala*	–	–	0.52
6	Цветковые — мхи	–0.58	0.64	0.59*
	Травянистые — мхи	–0.54	0.63	0.57*
	Vaccinium vitis-idaea — мхи	–	–	0.52*
	Vaccinium vitis-idaea — травянистые	0.51	0.53	0.52
	Hylocomium sp. — *Pleurozium* sp.	–0.49	0.50	0.50
	Pleurozium sp. — *Polytrichum commune*	0.59	0.65	0.66
	Aulacomnium sp. — *Polytrichum juniperinum*	–	–	0.67
	Aulacomnium sp. — *Pleurozium* sp.	–	0.52	0.66
7	Цветковые — мхи	–	0.73*	0.57*
	Кустарники — мхи	–	0.73*	0.61*
	Betula nana — мхи	–	0.77*	0.72*

Примечание. «–» — показатель связи недостоверен; * — после антропогенного воздействия на участок связь между компонентами сохранилась (в случае r — если при этом не изменился и знак).

компонентов (табл. 2) вскрывает некоторые стороны взаимовлияния и уточняет наши представления о структуре горнотундровых сообществ.

Отрицательную связь часто рассматривают как подтверждение конкурентных отношений между видами. В исследуемых горных тундрах отрицательная корреляция

проявляется между запасами биомассы цветковых растений и лишайников, цветковых растений и мхов, мхов и лишайников, отдельных видов цветковых растений.

Положительная корреляция между запасами биомассы отдельных видов цветковых растений и лишайников, скорее всего, определяется конструктивной ролью цветковых растений в формировании лишайникового покрова. В ситниково-мохово-лишайниковой тундре (уч. 2) наличие положительной корреляции между запасами биомассы двух видов (*Carex brunnescens*, *Hieracium iremelense*) следует рассматривать как результат механического вытеснения их на свободные пространства третьим видом (*Juncus trifidus*). Положительные связи между запасами биомассы отдельных компонентов нередко возникают при восстановлении покрова, нарушенного в результате антропогенных воздействий (*Dryas octopetala* и мхи, r = 0.52, уч. 5).

На всех участках лишайниковых горных тундр оказались недостоверными связи между общими запасами биомассы цветковых растений и мохово-лишайникового яруса, что непосредственно указывает на отсутствие межъярусных взаимоотношений. Одной из причин недостоверности связей является мозаичность растительного покрова. Действительно, в осоково-лишайниковой с ивой тундре (уч. 1) связь между ярусами наблюдается только внутри господствующего по площади осоково-лишайникового сообщества, т. е. иву (с пятнами мхов у ее основания) следует выделять в самостоятельную микрогруппировку (Ярошенко, 1961). В ситниково-мохово-лишайниковой тундре функционально значима ситниково-моховая микрогруппировка: когда в результате рекреационной нагрузки (800 шагов/м^2) лишайниковый покров разрушается, сохраняются связи только между компонентами этой микрогруппировки и некоторыми видами цветковых растений. Таким образом, восстановительный потенциал растительного покрова в данном случае определяется именно ситниково-моховой микрогруппировкой.

В кустарничково-мохово-лишайниковой тундре (гора Сланцевая) господствуют лишайниковые синузии, которые обладают достаточно высокой автономностью и не вступают во взаимоотношения с другими компонентами. Антропогенные же воздействия (800 шагов/м^2) приводят к четко выраженным конкурентным отношениям между цветковыми растениями и мхами, т. е. к формированию травяно-кустарничково-моховой микрогруппировки.

Данный тип тундры на горе Косьвинский Камень характеризуется более сложной горизонтальной структурой. Здесь травяно-кустарничково-лишайниковые микрогруппировки сочетаются с отдельными синузиями мхов и лишайников в виде соприкасающихся пятен. При подобной структуре взаимоотношения между лишайниками и мхами, наиболее чутко реагирующими на эдафические условия, приобретают явно выраженный конкурентный характер.

В кустарничково-лишайниково-моховой тундре (гора Сланцевая) взаимоотношения между ярусами не выражены. Наблюдаются только конкурентные отношения (скорее всего, из-за пространства) между цветковыми растениями и лишайниками. Однако при нарушении покрова (800 шагов/м^2) обнаруживаются связи между запасами биомассы цветковых растений (*Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*, травянистые) и мхов, что указывает на смыкание ранее разобщенных микрогруппировок. Влияние одного яруса на другой как в контроле, так и при слабом нарушении покрова четко выражено в травяно-моховой и ерниково-моховой горных тундрах.

Итак, лишайниковые горные тундры представлены не только сообществами, но и автономными лишайниковыми синузиями с заметным участием мхов и цветковых растений, и травяно-кустарничково-лишайниковыми микрогруппировками с отдельными синузиями мхов и лишайников. Исследованные травяно-лишайниковые тундры с мелкоконтурной мозаичностью — это довольно однородные сообщества с вкраплениями микрогруппировок разного состава, которые занимают понижения нанорельефа (не более 20 % общей площади) и обладают определенной целостностью. Если в микрогруппировке достаточно значима надземная биомасса основных компонентов, то, как и в сообществе, проявляется связь между ярусами. Микрогруппировка четко отграничена в пространстве от собственно сообщества (благодаря нанорельефу), и

ценотическая связь между ними может практически отсутствовать (как в осоково-лишайниковой с ивой тундре) или же проявляться на уровне отдельных видов цветковых растений (как в ситниково-мохово-лишайниковой тундре). Сомкнуто-групповым сложением (Шенников, 1964) характеризуется покров кустарничково-лишайниково-моховой тундры (гора Сланцевая).

Приведенные материалы показывают, что на всех участках в лишайниковом покрове связи единичны, т. е. лишайники являются преимущественно доминантами, а не эдификаторами. Наличие взаимоотношений между растениями не всегда приводит к формированию фитоценоза. В основе организации лишайниковых и кустарничково-лишайниково-моховой горных тундр лежит экотопический отбор, при котором создается упорядоченность видового состава, его организованность, но не возникает целостности (Василевич, 1983).

Относительно диффузным сложением характеризуются травяно-моховые и ерниково-моховые горные тундры, где взаимоотношения между растениями верхнего и нижнего ярусов осуществляются на всей площади группировки. Кроме того, привлекает внимание достаточно хорошо выраженная отрицательная корреляция между запасами биомассы основных компонентов: в травяно-моховой тундре на ненарушенном участке (уч. 6), в ерниково-моховой тундре (уч. 7) при слабых нарушениях покрова. Межвидовая конкуренция, как известно, контролируется наличием эдификатора. В травяно-моховой тундре, вероятней всего, мхи приобретают эдификаторное значение, в связи с чем четко проявляется корреляционная зависимость между запасами биомассы доминирующих видов мхов. В ерниково-моховой тундре эдификаторная роль принадлежит основному ценозообразователю — *Betula nana*. Оба типа тундр можно отнести к относительно однородным фитоценозам, структура которых контролируется ценотическими отношениями в большей степени, чем в лишайниковых и кустарничково-моховых типах тундр.

Значительная часть связей, представленных в горнотундровых сообществах, при антропогенном воздействии утрачивается (табл. 2). Некоторые связи из двусторонних преобразуются в односторонние. Так, биомасса мхов остается связанной с биомассой травянистых (вместо прежней взаимосвязи) в ситниково-мохово-лишайниковой (уч. 2) и травяно-моховой (уч. 6) тундрах. В одном случае при сохранении связи сменился ее знак (с $r = -0.51$ на $r = 0.52$): в нарушенном сообществе *Hieracium iremelense* и *Juncus trifidus* (уч. 2) от конкуренции перешли к кооперации. Возникновение новых ценотических связей наблюдалось на всех трех участках, обследованных на горе Сланцевой. Так, в кустарничково-лишайниково-моховой тундре (уч. 5) к *Vaccinium uliginosum* односторонне «привязались» мхи ($\eta = 0.59$) и травянистые ($\eta = 0.56$). Двусторонние нелинейные связи (достоверны значения $\eta_{A/B}$ и $\eta_{B/A}$, недостоверны значения r) образовались между травянистыми и мхами как на этом участке, так и в ерниково-моховой тундре (уч. 7).

Именно нелинейность связи между компонентами с большим восстановительным потенциалом (травы способны быстро разрастаться, а мхи — «наползать» на оголившуюся поверхность) обеспечивает их локальную взаимозаменяемость при восстановлении покрова и постепенное возвращение к исходному соотношению. Напротив, возникновение линейной связи, если она отрицательная (цветковые—мхи, *Vaccinium vitis-idaea*—мхи в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре, уч. 3; в обоих случаях $r = -0.68$), со временем может привести к локальному вытеснению одного из компонентов, что вызовет усиление мозаичности. В ерниково-моховой тундре (уч. 7) произошло преобразование ненаправленных двусторонних (достоверны $\eta_{A/B}$ и $\eta_{B/A}$, недостоверен r) связей в отрицательные: между биомассами цветковых и мхов ($r = -0.57$), кустарников и мхов ($r = -0.57$), *Betula nana* и мхов ($r = -0.56$). Это значит, что наиболее пострадавший или обладающий меньшим восстановительным потенциалом компонент с отдельных микроучастков может быть вытеснен. Однако благодаря мозаичности и разной степени нарушения одного и того же компонента на разных микроучастках это не приводит к выпадению данного компонента из сообщества в целом. Отрицательные связи — это тот механизм, который в изменившихся условиях

среды регулирует возможность 'я ограниченных ресурсов, переводя отношения между определенными и фитоценоза в разряд конкурентных. Отрицательные связи возникают пр и почвы под влиянием вытаптывания именно как реакция на это воздействи ура и пористость почвы — важнейшие характеристики, во многом определяющ ступность биогенных элементов растениям...» (Одум, 1986 : 300).

Следует отметить также, что во всех типах горных тундр корреляционные связи между запасами биомассы отдельных компонентов немногочисленны. Если учесть, что степень связанности в вариации двух величин более точно измеряется квадратом коэффициента корреляции (Рокицкий, 1967), то связи достаточно слабы. Это можно объяснить превалированием воздействий внешней среды над фитоценотическими отношениями. Очевидно, только структура со слабыми связями способна обеспечить отбор и приспособление растений к крайне суровым условиям высокогорий Урала.

Заключение

Итак, в горных тундрах Урала проявляются как межъярусные, так и внутриярусные взаимоотношения растений. При анализе взаимоотношений прежде всего следует обращать внимание на мозаичность растительного покрова. Только в фитоценозах с относительно диффузным сложением можно выявить связь между ярусами. При наличии в покрове мелкоконтурной мозаичности связь между ярусами может проявиться в пределах структурных элементов разных уровней, если достаточно ценотически значимы основные компоненты. В горных тундрах Урала связи между растениями малочисленны и слабы. Корреляционные связи между запасами надземной биомассы основных групп растений (цветковые, мхи, лишайники) и их отдельных компонентов достаточно четко отражают пространственную структуру горных тундр. Реакция на рекреационную нагрузку обычно показывает, какая из микрогруппировок является функционально значимой, так как именно она обусловливает темпы и характер восстановления нарушенного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. С. 1—313.

Лекявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, 1986. 273 с.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования чернично-вороничной серии в Хибинском горном массиве). М.; Л., 1963. 261 с.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 328 с.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 333 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. 2-е изд., перераб. Минск, 1967. 328 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л., 1961. 474 с.

Faltynowicz W. A checklist of Polish lichen-forming and lichenicolous fungi including parasitic and saprophytic fungi occurring on lichens // Pol. Bot. Stud. 1993. Vol. 6. P. 1—65.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН
Екатеринбург

Получено 13 II 1997

SUMMARY

Correlations between the stocks of aboveground biomass of principal groups of plants (flowering plants, mosses, lichens) and between certain individual species reflect rather markedly spatial structure of mountain tundra communities. In mountain tundras of the Urals, only slight and moderate interrelations between the plants have been revealed.

УДК 581.526.425 (470.13) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© С. В. Дегтева

СРЕДНЕТАЕЖНЫЕ ОСИННИКИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

S. V. DEGTEVA. MIDDLE TAIGA ASPEN FORESTS OF THE KOMI REPUBLIC

Приведены сведения о видовом составе сосудистых растений формации осиновых лесов подзоны средней тайги Республики Коми. Выявлено 289 видов, относящихся к 168 родам из 60 семейств. Систематическая и географическая структура флористического комплекса осинников в целом отражает специфику флоры подзоны средней тайги, несмотря на отчетливо выраженные европейские черты и значительную роль подтаежных и неморальных видов. Сравнение ценотической значимости видов в коренных еловых и производных осиновых лесах показало, что виды «свиты» ели не антагонистичны осине. Одновременно для осинников характерно значительное разнообразие луговых и опушечно-полянных видов, а также видов, типичных для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.
Ключевые слова: Республика Коми, осинники, флора.

Бóльшая часть обширной территории Республики Коми располагается в пределах таежной зоны. Общая площадь лесного фонда составляет 39.1 млн га, в том числе покрытая лесом — 29.8 млн га. На 82.9 % лесопокрытой площади преобладают хвойные леса, преимущественно еловые. Вследствие интенсивного лесопользования в XX в. произошло существенное уменьшение площадей коренных и девственных лесов. В результате сукцессий на вырубках повсеместно сформировались чистые или смешанные насаждения лиственных пород — березы и осины. Смена пород — обычное явление не только на вырубках, но и на гарях (Ларин, 1987; Ларин и др., 1997). Анализ имеющейся литературы показывает, что мелколиственные леса республики долгое время оставались слабо изученными и как объект исследований привлекли внимание биологов лишь в последние 15 лет (Лащенкова, 1954; Ларин, 1987; Дегтева, 1992, 1996; Паутов, 1992; Состояние изученности..., 1997). Изучение флористического разнообразия отдельных формаций растительного покрова — важный аспект флористических и геоботанических исследований. Сведения о биологическом разнообразии сосудистых растений, мохообразных и лишайников во вторичных лесах Республики Коми и его изменении в процессе восстановления хвойных насаждений немногочисленны (Лащенкова, 1954; Дегтева, 1992; Пыстина, 1995; Шиханова, 1996). В 1995 г. сотрудниками отдела геоботаники и рекультивации Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (ИБ КНЦ УрО РАН) было начато комплексное (на ценотическом, видовом и популяционном уровнях) изучение вторичных мелколиственных лесов среднетаежной подзоны республики, позволившее получить и новые сведения о их флористических комплексах (Дегтева, 1996; Пыстина, Херманссон, 1996; Шубина и др., 1996).

В статье приводятся данные, полученные при геоботаническом обследовании одной из формаций лиственных лесов подзоны средней тайги Республики Коми — осинников и последующем анализе видового состава сосудистых растений, встречающихся в них. Геоботанические описания пробных площадей не только являются достоверным источником флористической информации (Заверуха, 1985), но и позволяют получить дополнительные сведения о ценотической роли отдельных видов. Для анализа использованы материалы 330 геоботанических описаний, выполненных

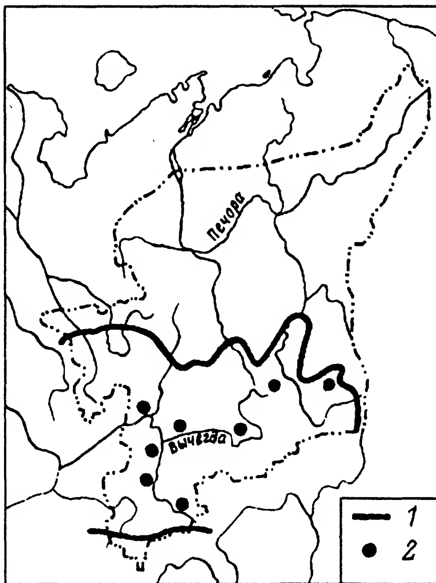


Рис. 1. Район исследований.

1 — границы подзоны средней тайги, *2* — пункты экспедиционных работ.

автором в 1986, 1989, 1994—1997 гг. в 8 административных районах Республики Коми: Княжпогостском, Корткеросском, Койгородском, Сыктывдинском, Сысольском, Троицко-Печорском, Усть-Вымском, Усть-Куломском (рис. 1). Привлечены также около 15 описаний, выполненных ранее Ю. П. Юдиным в Усть-Куломском р-не и хранящихся в фитоценарии ИБ КНЦ УрО РАН.

Обследованные осиновые леса, преимущественно суходольные, имеют вторичное происхождение: сформировались по вырубкам и гарям. В древостоях при преобладании осины значительна примесь ели. Возраст насаждений варьирует от молодых до перестойных, однако доля насаждений старших классов возраста меньше. Древостои преимущественно IV и V классов бонитета, в южных районах республики встречаются спелые и перестойные осинники II, III и даже I классов бонитета. Типологически осинники могут быть разделены на мертвопокровные, травянистые, зеленомошные и долгомошные. Самым высоким разнообразием ассоциаций характеризуются осиновые леса травянистого типа. Из них наиболее широко распространены вейниковые, костянично-вейниковые, папоротничковые, реже встречаются осинники аконитовые, таволговые, снытевые, звездчатковые. Производные осинники зеленомошного и долгомошного типа представлены черничниками. Насаждения осины, сформировавшиеся в поймах рек и по берегам озер, имеют первичное происхождение и относятся к типу травянистых (разнотравно-костяничные и дернистоосоковые).

Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). При формационном анализе флористического комплекса осинников нами использована методика, предложенная Н. В. Козловской (1978) для анализа флоры Белоруссии.

Анализ геоботанических описаний показал, что в осинниках подзоны средней тайги встречаются 289 видов сосудистых растений, принадлежащих к 168 родам из 60 семейств. Уровень видового разнообразия осиновых лесов довольно значителен, их флористический комплекс включает 30.8 % от общего числа видов (937), зафиксированных во флоре таежной зоны Республики Коми. Для сравнения отметим, что для еловых лесов этот показатель достигает 21 %, для сосняков — около 15, для лугов — 34.5 % (Мартыненко, 1990).

В осинниках к преобладающим по числу видов относятся семейства *Asteraceae* (37 видов), *Poaceae* (32), *Cyperaceae* (20), *Ranunculaceae* (16), *Rosaceae* (14) и др. (табл. 1). Ведущие семейства объединяют 193 вида (66.8 %). Перечень ведущих семейств в целом соответствует таковому для всей зоны тайги (Мартыненко и др., 1987). Однако в осинниках в десятку ведущих семейств не входит семейство *Brassicaceae*; но более значительную роль, чем во флоре региона, играют семейства *Orchidaceae*, *Rubiaceae* и *Apiaceae*. К числу наиболее крупных родов относятся *Carex* (20 видов), *Hieracium* (8), *Calamagrostis*, *Galium*, *Viola*, *Salix*, *Stellaria* (по 7), *Ranunculus*, *Poa* (по 6), *Equisetum* (5). К наиболее крупным родам принадлежат 80 видов (27.7 %). Значительная часть родов (115) содержит только по 1 виду. Величина родового коэффициента (отношение числа видов к числу родов) составляет 1.7.

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства осиновых и еловых лесов среднетаежной подзоны и таежной зоны Республики Коми

Семейство	Осинники		Ельники (Мартыненко, 1990)		Таежная зона (Флора северо-востока..., 1987)	
	А	Б	А	Б	А	Б
Asteraceae	37	1	12	5	90	1
Poaceae	32	2	14	3—4	87	2
Cyperaceae	20	3	15	1—2	72	3
Ranunculaceae	16	4	14	3—4	40	7
Rosaceae	14	5	15	1—2	54	4
Orchidaceae	12	6—7				Ниже 10
Caryophyllaceae	12	6—7			49	5
Apiaceae	10	8				Ниже 10
Fabaceae	9	9			35	9
Lamiaceae	8	10				Ниже 10
Salicaceae	8	10			25	10
Scrophulariaceae	8	10			36	8
Brassicaceae	4	Ниже 10			45	6

Примечание. А — число видов, Б — занимаемое семейством место. Для тех случаев, когда ведущие семейства насчитывают менее 5 видов, сведения о занимаемых ими местах не приводятся.

Биологическое разнообразие сосудистых растений в осиновых лесах заметно выше, чем в хвойных, особенно сосновых (рис. 2). Экологическая амплитуда осины имеет свою специфику: осина плохо приспособлена и к условиям экотопов с сухими бедными почвами, и к местообитаниям с повышенным увлажнением застойного характера (Гроздов, 1952; Деревья и кустарники СССР, 1966). По этой причине осинники чаще формируются на месте еловых лесов. Поэтому закономерно, что сходство флористического состава формаций ельников и осинников выше, чем осиновых и сосновых лесов (значения коэффициента Жаккара 0.5 и 0.34 соответственно). Сравнение списков видового состава сосудистых растений различных формаций лиственных лесов показало, что осинники характеризуются меньшим видовым разнообразием, чем березняки (рис. 2). Флористическое сходство среднетаежных осиновых и березовых лесов выражено в большей степени, чем для формаций

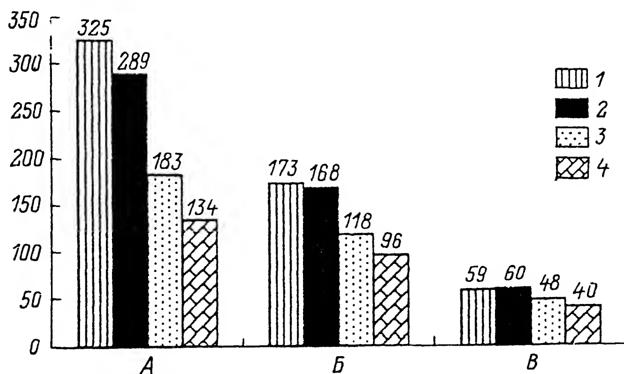


Рис. 2. Число видов (*А*), родов (*Б*) и семейств (*В*) сосудистых растений в среднетаежных лиственных и хвойных лесах Республики Коми.

1 — березняки, *2* — осинники, *3* — ельники, *4* — сосняки.

ТАБЛИЦА 2

Число видов (1) и процентное участие (2) географических и эколого-ценотических групп сосудистых растений в осинниках, ельниках и флоре всей таежной зоны европейского северо-востока России

Группа видов	Осинники		Ельники (Мартыненко, 1990)		Таежная зона (Флора северо-востока..., 1987)	
	1	2	1	2	1	2
Широтная						
Бореальная	183	77.9	146	79.8	531	60.4
Неморальная и неморально-бореальная	25	10.6	11	6.0	32	3.6
Плюризональная	13	5.5	7	3.8	125	14.2
Гипоарктическая	7	3.0	17	9.3	46	5.2
Арктоальпийская	3	1.3	2	1.1	43	4.9
Лесостепная	4	1.7	—	—	91	10.3
Долготная						
Евразиатская	103	44.0	67	36.6	306	35.0
Циркумполярная	66	28.2	69	37.7	252	28.4
Европейская	49	20.9	30	16.4	231	26.3
Азиатская (сибирская)	14	6.0	16	8.7	59	6.7
Космополитная	2	0.9	1	0.5	28	3.2
Неопределенная	—	—	—	—	4	0.4
Эколого-ценотическая						
Лесная	89	44.3	95	51.9		
Луговая и лугово-лесная	75	37.3	53	29.0		
Водно-болотная и болотная	23	11.5	32	17.5		
Сорная	10	5.0	3	1.6		
Скальных комплексов	4	2.0	—	—		

осиновых и хвойных лесов (значение коэффициента Жаккара 0.69). Вероятно, это связано с тем, что различные виды лиственных пород-эдификаторов сходным образом трансформируют условия местообитаний. Под их пологом создаются благоприятные условия для поселения луговых и опушечно-полянных видов, которые более требовательны к условиям освещенности и минерального питания, чем виды, типичные для коренных хвойных лесов.

Географический анализ видового состава осинников подзоны средней тайги (табл. 2) показал, что среди широтных групп видов абсолютно преобладает бореальная — 183 вида (77.9 %). К числу бореальных относятся доминанты основных ярусов: *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Vaccinium myrtillus*, *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis arundinacea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus saxatilis* и др. Отличительная особенность осиновых лесов — значительное участие неморально-бореальных и неморальных видов, численность которых достигает 25 (10.6 % от видового состава осинников и 78.1 % от общего количества неморальных видов во флоре таежной зоны). Из видов южных широтных групп наиболее обильны в осинниках *Aegopodium podagraria* и *Stellaria holostea*, менее обильны, но имеют высокое постоянство *Ajuga reptans*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Melica nutans*. Наибольшие показатели встречаемости и обилия неморальных видов отмечаются в осинниках, распространенных в юго-западных районах республики (Койгородском, Сысольском, Сыктывдинском), в долине р. Сысола. Осинники, в покрове которых отмечены подтаежные и дубравные виды (*Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*), описаны также по склонам возвышенности Джежим Парма (Усть-Куломский р-н). По данным

В. А. Мартыненко (1990), неморальные виды в Республике Коми являются реликтами термического оптимума голоцена. Расселение видов этой группы по территории республики сдерживается в настоящее время, по всей видимости, суровым климатом и низким богатством почв под коренными хвойными лесами. Осина чаще формирует насаждения в экотопах с наиболее богатыми почвами (Лащенкова, 1954). Кроме того, она, приходя на смену ели, обогащает почву микроэлементами. Поэтому неморальные виды, расселяясь по территории, тяготеют к осиновым лесам.

Из растений северных групп — гипоарктической и арктоальпийской — наиболее обычными компонентами осиновых лесов являются *Salix phylicifolia*, *Ranunculus propinquus*, ни один из видов этих групп не достигает сколь-либо заметного обилия. В целом доля северных широтных групп мала, так же как и лесостепных и плюризональных. Соотношение бореальных и гипоарктических видов во флористическом комплексе осинников составляет 26.1 : 1. Для сравнения отметим, что в хвойных лесах подзоны средней тайги этот показатель составляет от 7.9 : 1 до 8.6 : 1 (Мартыненко, 1990). Таким образом, соотношение видов различных широтных групп во флористическом комплексе осинников свидетельствует о том, что они заметно отличаются по этому показателю от коренных формаций среднетаежных хвойных лесов.

Среди долготных элементов превалирует евразиатский — 103 вида (44.0 %); заметна доля циркумполярных — 66 (28.2 %) и европейских — 48 (20.9 %) видов. Виды евразиатской долготной группы в осиновых лесах имеют больший вес, чем в ельниках и даже чем во всей зоне тайги. Среди евразиатских видов можно упомянуть *Betula pubescens* , *Populus tremula*, *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Thalictrum minus* и др. Из циркумполярных видов заметную ценотическую роль в осинниках играют *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, реже *Oxalis acetosella*; меньшим обилием, но высоким постоянством характеризуются *Lycopodium annotinum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Milium effusum*, а в пойменных экотопах — *Moehringia lateriflora*, *Naumburgia thyrsiflora*. К числу европейских видов, принимающих заметное участие в сложении основных ярусов сообществ рассматриваемой формации, принадлежат *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *Rosa majalis*, *Ajuga reptans*, *Calamagrostis canescens*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum pratense*, *Stellaria holostea* и др. Наибольшие показатели разнообразия, частоты встречаемости и обилия видов европейского флористического элемента отмечены в осиновых лесах юго-западной части республики (Прилузский, Койгородский, Сысольский, Сыктывдинский районы). Сибирские виды (*Cacalia hastata*, *Calamagrostis obtusata*, *Paeonia anomala*, *Viola mauritii* и др.) занимают подчиненное положение в географической структуре флоры. Значительной ценотической роли в формировании осиновых лесов большинство из них (за исключением *Picea obovata*, *Atragene sibirica*, *Abies sibirica*, *Lonicera pallasii*, *Calamagrostis purpurea*) не играет. Частота встречаемости и разнообразие видов сибирского элемента флоры возрастает в восточных районах республики — Усть-Куломском и Троицко-Печорском. Сопоставление соотношения процентного участия европейских и азиатских видов в осиновых и хвойных (Мартыненко, 1990) лесах средней тайги показало, что в осинниках европейский характер флористического комплекса выражен наиболее отчетливо.

По жизненной форме в осинниках преобладают многолетние травы — 189 видов (79.7 %), большинство из которых являются корневищными гемикриптофитами. Разнообразие травянистых растений в среднетаежных осинниках в 1.7 раза выше, чем в зональных ельниках, и в 2.6 раза превышает число видов в сосняках. Среди наиболее ценотически значимых видов травянистых растений — *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Aegopodium podagraria*, *Aconitum septentrionale*, *Carex cespitosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Stellaria holostea*. Среди видов, достаточно постоянных, но относительно мало обильных, можно отметить *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis canescens*, *Cirsium heterophyllum*,

Fragaria vesca, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola minor*, *Ranunculus propinquus*, *Solidago virgaurea* и др. Кустарнички — представители семейств *Caprifoliaceae*, *Empetraceae*, *Ericaceae*, *Huperziaceae*, *Lycopodiaceae* — в осиновых лесах немногочисленны (отмечено 9 видов); значительного обилия достигают в травяно-кустарничковом ярусе осинников *Vaccinium myrtillus*, в единичных случаях — *V. vitis-idaea*. Разнообразие древесных растений в осиновых лесах сохраняется примерно на том же уровне, что и во флористических комплексах еловых и сосновых лесов: зафиксированы 12 видов деревьев и 16 видов кустарников. В древесном ярусе помимо доминанта *Populus tremula* наибольшим постоянством характеризуются *Betula pubescens* и *Picea obovata*. Наиболее обычные компоненты подлеска — *Lonicera pallasii*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, а в пойменных сообществах — *Rosa majalis*, *Swida alba*, *Frangula alnus*; нередко в осинниках образует густые заросли малина. В юго-западных районах республики в подлеске осиновых лесов отмечены виды, свойственные хвойно-широколиственным и широколиственным лесам — *Tilia cordata*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*. Соотношение растений древесной и травянистой жизненных форм в осиновых лесах составляет 1 : 6.8. Изменение биоморфологического состава растений в осинниках по сравнению с хвойными лесами происходит за счет увеличения разнообразия трав.

Результаты эколого-ценотического анализа видового состава осинников (табл. 2) показывают, что определяющая ценотическая роль принадлежит лесным (89 видов, 443 %) и луговым (65 видов, 34 %) растениям. Доля луговых видов в осиновых лесах заметно выше, чем в хвойных, особенно сосновых. Это связано с тем, что в осинниках освещенность и почвенные условия более благоприятны для произрастания луговых видов. По отношению к условиям минерального питания большинство видов — мезотрофы (97 видов, 44.5 %) и олигомезотрофы (94, 43.1 %). По отношению к режиму увлажнения преобладают мезофиты (127 видов, 55.9 %).

Для среднетаежных осинников характерно не только своеобразие флористического комплекса. Ценотическая роль видов в основных ярусах сообществ лиственных и хвойных лесов различна. Так, анализ частоты встречаемости видов в формации осинников в сравнении с ельниками средней тайги (Мартыненко, 1990) показал, что в древостое и подлеске осинников возрастает ценотическая активность *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, которые становятся эвритопными (табл. 3). В травяно-кустарничковом покрове осинников ниже встречаемость кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*) и некоторых видов травянистых растений (*Carex globularis*, *Avenella flexuosa*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum palustre*, *E. sylvaticum*), свойственных коренным еловым лесам. Однако именно виды «свиты» ели определяют облик среднетаежных осиновых лесов региона. На северо-западе европейской России бореально-таежные виды встречаются в осинниках достаточно часто, но более характерны для молодых насаждений и в процессе их дальнейшего развития сменяются видами, более требовательными к богатству почв (Ниценко, 1969; Бибикова, 1998). На этом основании А. А. Ниценко (1969) рассматривает свиту ели в осинниках как остаточную и антагонистичную осине. Сравнение ценотической роли видов спутников ели в осинниках северо-запада европейской России (Бибикова, 1998) и Республики Коми позволяет заключить, что при продвижении на северо-восток в осинниках снижаются показатели обилия *Oxalis acetosella* — вида, более характерного для южнотаежных лесов, и возрастают показатели постоянства и обилия *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris*. Спелые осинники, в покрове которых господствуют 2 последних вида, занимают на территории республики значительные площади. В осинниках Республики Коми к числу эвритопных относятся такие спутники ели, как *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, достаточно высоко постоянство *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum sylvaticum*, *M. pratense*. Некоторые из упомянутых видов оказались даже более константны в осинниках, чем в ельниках (табл. 3). Так, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea* становятся из мезотопных эвритопными, а *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Orthilia*

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость видов растений в осиновых и еловых лесах подзоны средней тайги

Вид	Встречаемость, %	
	Осинники	Ельники (Мартыненко, 1990)
Деревья		
Populus tremula L.	100.0	+
Betula pendula Roth	31.1	+
B. pubescens Ehrh.	76.2	81.0
Abies sibirica Ledeb.	60.8	46.0
Picea obovata Ledeb.	86.0	100.0
Pinus sibirica Du Tour	+	27.0
P. sylvestris L.	46.0	22.0
Кустарники		
Daphne mezereum L.	48.5	+
Juniperus communis L.	24.1	12.0
Lonicera pallasii Ledeb.	76.4	10.0
Rosa acicularis Lindl.	72.1	27.0
Rubus idaeus L.	27.0	+
Salix caprea L.	16.3	+
Sorbus aucuparia L.	78.4	51.0
Кустарнички		
Linnaea borealis L.	41.2	59.0
Lycopodium annotinum L.	21.2	26.0
Vaccinium myrtillus L.	67.7	80.0
V. uliginosum L.	+	10.0
V. vitis-idaea L.	59.9	71.0
Травы		
Aconitum septentrionale Koelle	41.8	+
Aegopodium podagraria L.	22.9	–
Ajuga reptans L.	43.6	+
Angelica sylvestris L.	60.2	+
Atragene sibirica L.	40.1	+
Avenella flexuosa (L.) Drej.	+	14.0
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	50.0	+
C. canescens (Web.) Roth	33.7	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	20.3	12.0
Carex globularis L.	15.0	45.0
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	58.1	13.0
Cirsium heterophyllum (L.) Hill	53.5	+
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	43.0	+
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	49.4	+
Equisetum palustre L.	+	11.0
E. sylvaticum L.	63.9	79.0
Fragaria vesca L.	62.8	+
Geranium sylvaticum L.	71.2	12.0
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	68.0	32.0
Hieracium murorum L.	29.1	+
H. umbellatum L.	47.1	+
H. vulgatum Fries.	26.4	–
Lathyrus vernus (L.) Bernch.	53.2	+
Luzula pilosa (L.) Willd.	51.4	21.0

Вид	Встречаемость, %	
	Осинники	Ельники (Мартыненко, 1990)
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	82.3	29.0
Melampyrum pratense L.	45.6	28.0
M. sylvaticum L.	42.7	+
Melica nutans L.	66.3	+
Milium effusum L.	45.0	+
Orthilia secunda (L.) House	30.5	17.0
Oxalis acetosella L.	67.7	42.0
Paris quadrifolia L.	52.3	+
Platanthera bifolia (L.) Rich.	22.1	–
Pulmonaria obscura Dumort.	33.7	–
Pyrola minor L.	27.9	+
P. rotundifolia L.	20.6	10.0
Ranunculus propinquus C. A. Mey.	22.1	+
Rubus arcticus L.	25.0	13.0
R. chamaemorus L.	–	63.0
R. saxatilis L.	84.3	14.0
Solidago virgaurea L.	62.7	+
Stellaria holostea L.	58.1	+
Trientalis europaea L.	80.5	49.0
Trollius europaeus L.	30.8	+
Valeriana wolgensis Kazak.	26.1	+
Veronica chamaedrys L.	22.6	–
Vicia sepium L.	54.9	+
V. sylvatica L.	27.6	+
Viola canina L.	24.4	+
V. epipsila Ledeb.	27.0	+

secunda — из стенотопных мезотопными. Все это позволяет заключить, что в данном регионе виды свиты ели ассимилированы флористическим комплексом производных осинников и не антагонистичны ему.

В осиновых лесах при сравнении с еловыми на фоне общего увеличения разнообразия травянистых растений возрастает постоянство *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca* (эти виды становятся из стенотопных эвритопными). *Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia cespitosa* (становятся из стенотопных мезотопными). Сопоставляя данные о видовом составе среднетаежных осинников Республики Коми с имеющимися в литературе данными (Ниценко, 1972; Бибикова, 1998), полученными на северо-западе европейской части России, мы можем заключить, что перечисленные виды весьма характерны для осинников всего европейского севера России.

В осиновых лесах северо-запада России значительную ценотическую роль выполняют виды свиты дуба — *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Viola mirabilis*, *Lathyrus vernus*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perrenis* (Бибикова, 1998). А. А. Ниценко (1969) указывал, что неморальные виды связаны с осинниками с атлантического времени, и, отмечая их большую ценотическую роль в сообществах этой формации на северо-западе европейской России, рассматривал их как потенциальное ядро устойчивого флористического комплекса осиновых лесов. Ареалы большинства перечисленных выше дубравных видов не достигают Республики Коми,

однако, как уже было показано, в осинниках, располагающихся в юго-западных районах республики, обычны такие растения широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, как *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Viola mirabilis*, *V. selkirkii*, *Stellaria holostea* и др. Северная граница распространения большинства упомянутых видов в Республике Коми проходит по р. Вычегда (Флора Северо-Востока..., 1976, 1977а, б). При довольно высоком разнообразии группы дубравных и подтаежных видов на флористическом комплексе осинников лишь некоторые из них (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*) характеризуются показателями встречаемости более 20 %. Значительных градаций обилия дубравные виды, как правило, не достигают. Исключение составляют *Aegopodium podagraria* и *Stellaria holostea*, выступающие в покрове травянистых осинников в роли содоминантов и доминантов. На основании изложенного можно предполагать, что дубравные виды будут составлять устойчивый компонент флористического комплекса осинников, сформировавшихся в юго-западных районах Республики Коми, преимущественно в долинах рек. Высокая видовая насыщенность травяного покрова осинников, значительное видовое разнообразие дубравных видов связаны, вероятно, со способностью осины обогащать почву. Эта особенность данной древесной породы подчеркивалась различными исследователями (Ремезов, Быкова, 1953; Ниценко, 1972).

Своеобразным видовым составом характеризуются пойменные осинники, которые, вероятно, имеют первичное происхождение. Виды свиты ели наименее свойственны их флористическому комплексу. Древостои пойменных осиновых лесов сформированы почти исключительно лиственными породами — осиной и березой. Примесь хвойных пород — ели и пихты — отмечена в единичных случаях. Отличительная особенность пойменных осинников — наличие хорошо развитого, богатого по видовому составу подлеска, наиболее постоянные и обильные компоненты которого *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Frangula alnus*. Только в подлеске пойменных осинников отмечены *Viburnum opulus*, *Swida alba*. Северная граница распространения этих видов в Республике Коми проходит по р. Вычегда (Флора Северо-Востока..., 1976, 1977а, б). К числу наиболее ценотически значимых видов травяного покрова принадлежат *Rubus saxatilis* и *Carex cespitosa*. Высоким постоянством характеризуются также *Galium physocarpum*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus auricomus*, *Hylotelephium triphyllum*, *Moehringia lateriflora*, однако значительного обилия перечисленные виды достигают редко. Длительное затопление, наличие мощного опада осины и травянистых растений угнетают развитие мохового покрова, общее проективное покрытие которого редко превышает 5 %. Наиболее постоянный и обильный компонент напочвенного покрова — *Climacium dendroides*. Стволы осин на высоту до 2—3 м покрываются эпифитными мхами (*Pylaisiella polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Myrinia pulvinata*). Из лишайников на стволах осин отмечены лишь 3 вида, принадлежащие к роду *Leptogium*. Один из них — *L. rivulare*, принадлежит к числу наиболее редких в Европе.

По видовому составу подлеска, травяного и напочвенного покрова и ценотической роли видов пойменные осинники сходны с пойменными березняками, которые также имеют первичное происхождение. Проведенные геоботанические исследования позволили выявить в формациях осинников и березняков серии ассоциаций — разнотравно-костяничную и дернистоосоковую. Вероятно, эдификаторная роль разных видов лиственных пород в специфических условиях пойменных экотопов нивелируется.

Полученные сведения о видовом составе сосудистых растений формации осиновых лесов подзоны средней тайги Республики Коми дополняют информацию о биологическом разнообразии лиственных лесов региона и будут использованы в дальнейшем при разработке типологии осинников.

Исследования поддержаны грантом программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Гроздов Б. В. Дендрология. М.; Л., 1952. 418 с.

Дегтева С. В. Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Флора и растительность южной части бассейна реки Печора. Сыктывкар, 1992. С. 21—33. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН; № 126).

Дегтева С. В. К проблеме изучения биологического разнообразия вторичных мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Республики Коми // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 90—101. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН; № 149).

Деревья и кустарники СССР. М., 1966. 637 с.

Заверуха Б. В. Флора Волыно-Подолии и ее генезис. Киев, 1985. 191 с.

Козловская Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

Ларин В. Б. Смена древесных пород на Севере. Сыктывкар, 1987. 16 с.

Ларин В. Б., Паутов Ю. А., Ильчуков С. В. Растительность // Историко-культурный атлас Республики Коми. М., 1997. С. 164—169.

Лащенкова А. Н. Осиновые леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 219—222.

Мартыненко В. А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар, 1990. 20 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 249).

Мартыненко В. А., Железнова Г. В., Гецен М. В., Улле З. Г., Лавренко А. Н. Флора Северо-Востока европейской части СССР как ботанико-географическая система. Сыктывкар, 1987. 24 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми фил. АН СССР; Вып. 166).

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 1. С. 3—12.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Паутов Ю. А. Техногенная структура вырубок — основа технологии лесовосстановления. Сыктывкар, 1992. 20 с.

Пыстина Т. Н. Лишайники мелколиственных лесов окрестностей г. Сыктывкар // Тез. докл. III молодеж. науч. конф. Ин-та биол. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1995. С. 52.

Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Эпифитные лишайники на стволах *Populus tremula* L. в спелых осиновых лесах средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 109—119. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН; № 149).

Ремезов Н. П., Быкова Н. Л. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в осинниках // Почвоведение. 1953. № 8. С. 18—27.

Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар, 1997. 200 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. 316 с.; 1977а. Т. 3. 294 с.; 1977б. Т. 4. 312 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шиханова Т. А. Флористический состав березовых и осиновых сообществ долин рек Сысола и Вычегда // Актуальные проблемы биологии: Тез. IV Молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1996. С. 139.

Шубина Т. П., Железнова Г. В., Дегтева С. В., Кустышева А. А. Листостебельные мхи осиновых лесов подзоны средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 102—108. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН; № 149).

Институт биологии
Коми научный центр УрО РАН
Сыктывкар

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

The data on the species composition of vascular plants of the middle taiga aspen forests of the Komi Republic are discussed. In aspen forests, 289 species from 168 genera and 60 families have been found. Taxonomic and geographical structure of this floristic complex is similar to that of the

middle taiga subzone on the whole, though the proportion of the European and nemoral species in aspen stands is higher. Results of coenotic analysis of the species composition in aspen forests are given in comparison with those of spruce forests. The change of coenotic role of the species in the main levels of plant communities in the process of primary coniferous forest successions is shown. Most of the species, which are typical of spruce forests, are also found in aspen forests. At the same time the aspen forests are characterized by considerable biodiversity of grasses, which are typical of meadows and oak forests.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.42 : 551.762

© Н. В. Носова

О РОДАХ *CZEKANOWSKIA* И *PHOENICOPSIS* (*CZEKANOWSKIALES*) ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ АНГРЕНА (УЗБЕКИСТАН)

N. V. NOSOVA. ON THE GENERA *CZEKANOWSKIA* AND *PHOENICOPSIS* (*CZEKANOWSKIALES*) FROM THE MIDDLE JURASSIC DEPOSITS OF ANGREN (UZBEKISTAN)

Уточнен видовой состав родов *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан) на основе исследований строения эпидермы листьев. Описан новый вид *Czekanowskia samyliniae* и сделана новая комбинация — *Phoenicopsis latifolia*.
Ключевые слова: среднеюрские отложения, *Czekanowskiales*, Узбекистан, новые таксоны.

Среди листовых остатков в среднеюрских угленосных отложениях Ангрена (карьер на окраине города Ангрен, в 80 км на юго-восток от Ташкента) доминируют чекановскиевые, которые представлены фрагментами узколинейных листьев, иногда собранных в пучки, и их сегментов. Они относятся к двум родам — *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*. Эти растительные остатки в большинстве случаев не отличаются хорошей сохранностью ни по тонкости деталей морфологического строения, ни по полноте объектов. Однако сохранившиеся в большинстве случаев кутикулы, представляющие собой реплику наружной поверхности эпидермы листа, позволили изучить строение эпидермы листьев, что явилось основой для определения их систематической принадлежности.

Впервые роды *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* из среднеюрских отложений Ангрена установлены Т. А. Сикстель (1939). По морфологическим признакам она определила в составе ангренской флоры 2 вида рода *Czekanowskia* (*C. rigida* Heer и *C. latifolia* Tur.-Ket.) и 1 вид рода *Phoenicopsis* (*P. angustifolia* Heer), однако описания этих видов в работе Сикстель отсутствуют.

Czekanowskia rigida и *Phoenicopsis angustifolia* являются типовыми видами родов. Они были выделены на материале из Иркутского бассейна (Heer, 1876) и описаны только по морфологическим признакам. Позднее М. П. Долуденко и Е. С. Рассказова (1972) дали характеристику эпидермы листьев этих видов на основе типовых материалов из Восточной Сибири.

Вид *Czekanowskia latifolia* определен на материале из бассейна оз. Иссык-Куль (Турутанова-Кетова, 1931) по морфологическим признакам. Виды с подобными листьями часто встречаются в мезозойских отложениях Средней Азии и Казахстана. Обычно они определялись как *C. latifolia* (Сикстель, 1952, 1953; Генкина, 1966; Орловская, 1968, 1974, и др.). Это же название применил Н. П. Гомолицкий (1963) для ангренских листьев чекановский с широкими сегментами, для которых он изучил строение эпидермы. К настоящему времени известно, что аналогичные листья из того же региона могут иметь иное строение эпидермы (Орловская, 1968; Долуденко, Орловская, 1976).

При отсутствии данных о строении эпидермы листьев принято относить фрагменты сегментов чекановский к одной из двух морфологических групп: *Czekanowskia* ex gr. *rigida* (при ширине сегментов не более 1 мм) и *C.* ex gr. *latifolia* (при ширине сегментов более 1 мм). Но несомненно, что каждая их этих морфологических групп включает в себя ряд самостоятельных видов.

Признаки строения эпидермы листьев, главным образом топография устьиц, были положены в основу выделения в составе рода *Czekanowskia* трех подродов: *Czekanowskia*, *Vachrameevia* и *Harrisella* (Самылина, Киричкова, 1991). Морфологические признаки листьев в характеристику подродов не включены, так как в каждом из них размах вариабельности этих признаков примерно одинаков. Можно отметить лишь преобладание некоторых признаков: в подроде *Czekanowskia* преобладают листья с узкими сегментами, ширина которых не превышает 1.0—1.5 мм, а в подродах *Vachrameevia* и *Harrisella* — листья с более широкими сегментами — 1.5—3.0 (до 5 мм).

На основе применения кутикулярного анализа В. А. Самылина и А. И. Киричкова (1991) из ангренской свиты описали 2 новых вида *Czekanowskia* — *C. sixteliae* Kiritchk. et Samyl. и *C. uzbekistanica* Kiritchk. et Samyl. Первый из них относится к подроду *Czekanowskia* и встречается в разрезе свиты редко. Листья этого вида амфистоматные, с устьицами, собранными в ряды. Вид интересен тем, что антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листьев этого растения извилистые. Второй — *C. uzbekistanica* — относится к подроду *Vachrameevia*, и его листья соответствуют листьям, ранее описанным из той же свиты Гомолицким (1963) как *C. latifolia*. Характерные признаки эпидермы листьев *C. uzbekistanica* следующие: мелкие устьичные комплексы и преобладание изодиаметрических и сплюснутых клеток среди основных клеток эпидермы в устьичных полосах.

В результате исследования строения эпидермы листьев рода *Czekanowskia* из среднеюрских отложений Ангрена нами определено еще 3 вида *Czekanowskia* кроме уже известных и упомянутых ранее 2 видов. Таким образом, во флоре Ангрена теперь насчитывается 5 видов чекановский, относящихся к 2 подродам: *Czekanowskia* и *Vachrameevia*.

Подрод *Czekanowskia* представлен 3 видами: *C. eugeniae* Kiritchk. et Samyl., *C. sixteliae* и *C. samyliniae* Nosova sp. nov. *C. eugeniae* ранее был описан из юрских отложений Восточной Сибири (Самылина, Киричкова, 1991). Его листья характеризуются тем, что на верхней поверхности сегментов устьица встречаются нерегулярно, на некоторых участках они одиночные или образуют короткие ряды, на других — отсутствуют. Новый вид *C. samyliniae* по морфологическим и эпидермальным признакам близок к *C. rigida*. Описание *C. samyliniae* приводится далее.

Подрод *Vachrameevia* представлен 2 видами: *C. uzbekistanica* и *C. australis* Kiritchk. et Samyl. Последний из них был ранее описан из юрских отложений Южного Казахстана (Самылина, Киричкова, 1991). От листьев *C. uzbekistanica* листья этого вида отличаются более крупными устьичными комплексами, часто контактирующими, и отсутствием цепочек сплюснутых клеток.

Как уже упоминалось, ранее в составе ангренской флоры Сикстель (1939) установила *Phoenicopsis angustifolia*. Однако она не привела описания и изображения листьев этого вида. Изучение строения эпидермы листьев *Phoenicopsis* во флоре Ангрена не подтвердило присутствия в ней *P. angustifolia*.

В результате исследований строения эпидермы листьев нами значительно уточнен видовой состав рода *Phoenicopsis*. Установлено, что род *Phoenicopsis* в Ангрене представлен 5 видами, которые относятся к 2 подродам: подрод *Phoenicopsis* и подрод *Windwardia* (Самылина, 1972).

Подрод *Phoenicopsis* представлен 2 видами: *P. taschkessiensis* Krasser и *P. asiatica* Samyl. *P. taschkessiensis* впервые был описан из юрских отложений восточного Тянь-Шаня (Krasser, 1900) только по морфологическим признакам. Позднее строение эпидермы листьев этого вида было описано В. Д. Принадой (1928) и В. А. Самылиной (1972) на типовом материале. К настоящему времени вид известен из юрских отложений Казахстана (Тургай, Убаганский бассейн), Туркмении, Западной Сибири и Узбекистана. На присутствие *P. taschkessiensis* в юрской флоре Ангрена впервые указала Самылина (1972). Подробная характеристика строения эпидермы ангренских листьев *P. taschkessiensis* сделана Гомолицким (Гомолицкий и др., 1981). Находки *P. asiatica* известны из юрских отложений Западного и Восточного Казахстана,

юго-восточного Тянь-Шаня (Самылина, 1972). Нами этот вид впервые описан из юрских отложений Узбекистана (Ангрен).

Подрод *Windwardia* представлен 3 видами: *P. angrenica* N. Lusina et Samyl., *P. densistomatica* N. Lusina et Samyl. (Самылина, Лузина,[1] 1995) и *P. latifolia* (Samyl. et Abilaev) Nosova comb. nov. Для листьев *P. angrenica* характерна амфистоматность, отсутствие каких-либо трихомных образований и извилистость антиклинальных стенок клеток. Характерными особенностями строения эпидермы листьев *P. densistomatica* являются: большая частота устьиц в устьичной полосе, обилие смежных устьичных комплексов и слабая извилистость стенок клеток эпидермы. Описание *P. latifolia* приводится далее.

В. А. Самылиной и Н. В. Лузиной (1955) был описан вид *P. gomolitzkyi* N. Lusina et Samyl. Дальнейшее детальное изучение строения эпидермы листьев, описанных как *P. gomolitzkyi*, показало, что они идентичны листьям *P. asiatica*, и таким образом, вид *P. gomolitzkyi* следует считать более поздним синонимом *P. asiatica*.

Образцы хранятся в отделе палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург) под № 821.

Автор выражает искреннюю признательность Т. Ф. Абрамовой за помощь в приготовлении препаратов, Г. И. Петровой за изготовление фотографий отпечатков и микрофотографий в световом микроскопе, Л. Н. Карцевой за изготовление микрографий кутикулы на СЭМ JSM-35.

Czekanowskia Heer. 1876

Подрод *Czekanowskia*

Czekanowskia samyliniae Nosova sp. nov.

(табл. I, *1—8*)

Segments of leaves 0.2—0.5 mm wide. Leaves amphistomatic. Stomata in rows on each side: 5—8 rows in lower epidermis, 3—4 rows in upper epidermis and 0—2 rows on lateral epidermis. Lateral epidermis consists of 20—25 files of cells. Ordinary cells elongated, with smooth walls. Most cells have cuticular ridge. Stomatal complexes are both wide and narrow. Subsidiary stomatal cells are more thickly cuticularized than the rest of the cells, with proximal papillae.

Holotype. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Department of Palaeobotany, N 821/6a; Uzbekistan, Angren, Angrenian suite, Middle Jurassic.

Ширина сегментов листьев 0.2—0.5 мм. Листья амфистоматные. На всех поверхностях листа устьица собраны в ряды: 5—8 рядов в нижней эпидерме, 3—4 — в верхней, 0—2 — в боковых. Боковые эпидермы сложены 20—25 рядами клеток. Основные клетки эпидермы удлиненные, с ровными стенками. Большинство клеток имеют кутикулярный валик. Устьичные комплексы как широкие, так и узкие. Побочные клетки устьиц значительно отличаются по степени кутикуляризации от основных клеток эпидермы. Побочные клетки устьиц имеют проксимальные папиллы.

Голотип. БИН РАН, отдел палеоботаники, колл. 821, обр. 6а; Узбекистан, Ангрен, ангренская свита, средняя юра.

Описание. В коллекции имеются обрывки листьев. Полная длина листьев неизвестна. Ширина сегментов 0.2—0.5 мм.

Листья амфистоматные. Топография эпидермы на всех поверхностях листа одинаковая: устьица собраны в прерывистые ряды. В нижней эпидерме — 5—8 рядов устьиц, в верхней — 3—4, в боковых — 0—2. Боковые поверхности широкие, из 20—25 рядов клеток. Основные клетки эпидермы в устьичных рядах чаще удлинен-

[1] Лузина — прежняя фамилия автора статьи.

ные, реже короткие. Сплюснутых клеток нет. Безустьичные полосы состоят из 3—6 рядов более узких удлиненных клеток. Клетки верхней эпидермы и боковинок ýже аналогичных клеток нижней эпидермы. Стенки основных клеток эпидермы ровные, местами слабо выпуклые (вогнутые). Углы между клеточными стенками чаще закругленные. Большинство основных клеток эпидермы имеют кутикулярный валик с нечетким контуром. В пределах устьичного ряда устьица располагаются неравномерно. Встречаются смежные устьичные комплексы. Полярные побочные клетки как короткие, так и удлиненные. Среди устьичных комплексов встречаются и широкие, и узкие с несимметричным изломанным контуром. Побочные клетки устьиц по степени кутикуляризации значительно отличаются от основных клеток эпидермы. Каждая побочная клетка устьица имеет проксимальную папиллу. Размеры устьичных комплексов — 30—40 × 70—80 мкм.

Замечания. *C. samyliniae* по морфологии листьев и по общим признакам строения эпидермы очень близок к сибирским листьям *C. rigida*. Но имеются существенные отличия, которые позволили выделить самостоятельный вид:

1) у ангренских листьев в верхней поверхности 3—4 устьичных ряда, а у сибирских — 0—3;

2) у ангренских листьев побочные клетки устьиц по степени кутикуляризации значительно отличаются от основных клеток эпидермы, а у сибирских листьев побочные клетки устьиц по степени кутикуляризации слегка отличаются или иногда не отличаются от основных клеток эпидермы;

3) у ангренских листьев полярные побочные клетки устьиц как короткие, так и удлиненные, а у сибирских листьев полярные побочные клетки устьиц короткие;

4) у ангренских листьев имеется срединный кутикулярный валик, а у сибирских — папиллы.

От листьев *C. ferganensis* Kiritchk. et Samyl. из среднеюрских отложений южной Ферганы (Самылина, Киричкова, 1991) листья *C. samyliniae* отличаются меньшей шириной — 0.2—0.5 мм (у листьев *C. ferganensis* — 0.5—1.0 мм) и меньшим количеством устьичных полос в верхней эпидерме — 3—4 (у листьев *C. ferganensis* — 4—6). Основные клетки эпидермы листьев *C. samyliniae* чаще удлиненные, сплюснутых клеток нет, у листьев *C. ferganensis* основные клетки в устьичных рядах короткие, часто изодиаметрические, иногда встречаются сплюснутые клетки. У листьев *C. samyliniae* имеется кутикулярный валик основных клеток эпидермы, а у листьев *C. ferganenis* — бородавки. От листьев *C. kanensis* Kiritchk. et Samyl. из среднеюрских отложений Западной Сибири (Самылина, Киричкова, 1991) ангренские листья отличаются бóльшим количеством устьичных рядов на нижней поверхности — 5—8 рядов, а не 4—5, как у листьев *C. kanensis*. У ангренских листьев устьичные комплексы как узкие, так и широкие, у листьев *C. kanensis* — только узкие.

Местонахождение. Ангрен, Узбекистан, ангренская свита, средняя юра, колл. 821, обр. 6а, 6б, 6в.

Phoenicopsis Heer, 1878

Подрод *Windwardia*

Phoenicopsis latifolia (Samyl. et Abilaev) Nosova comb. nov.

(табл. II, *1—9*)

P. taschkessiensis Krasser var. *latifolia* Samyl. et Abilaev, 1972, в Самылина, Систематика рода *Phoenicopsis*, Тр. ГИН АН СССР, 230: 66; табл. VII, *1—4*; табл. XII, *8*; табл. XV, *6*.

Leaves 4—10 mm wide. Apex toothed. 7—18 veins per leaf. Stomata solitary in upper epidermis. Stomata in bands in lower epidermis: marginal stomatal bands containing 2—4 stomata, central stomatal bands — 4—6 stomata. Subsidiary stomatal cells are usually

cuticularized similar to those of the ground cells of the epidermis. Stomatal complexes are wide. Subsidiary stomatal cells with proximal papillae. Cells with smooth walls. Ground cells of the epidermis with warts and papillae.

Holotype. Museum of Nature. Zoological Institute of the Academy of Sciences of Kazakhstan, collection N 302, specimen N 244; Kazakhstan, Turgai, Ubagan basin, Orlovskoe deposit, borehole 251, depth 209 m, Duzbaian suite, Middle Jurassic.

Ширина листьев 4—10 мм. Верхушка зубчатая. На ширину листа приходится 7—18 жилок. Листья амфистоматные. В верхней эпидерме устьица одиночные. В нижней эпидерме устьица собраны в полосы: 2—4 устьица — на ширину краевых полос, 4—6 — на ширину срединных полос. Побочные клетки устьиц по степени кутикуляризации обычно не отличаются от основных клеток эпидермы. Устьичные комплексы широкие. Побочные клетки устьиц имеют по проксимальной папилле. Стенки основных клеток эпидермы прямые. Трихомные образования основных клеток эпидермы в виде бородавки или папиллы.

Голотип. Музей природы Института зоологии АН Казахстана, колл. 302, обр. 244; Казахстан, Тургай, Убаганский бассейн, Орловское месторождение, скв. 251, глуб. 209 м, дузбайская свита, средняя юра.

Описание. В коллекции имеются многочисленные обрывки отдельных линейных листьев. Листья 4—10 мм шир., их полная длина неизвестна, наиболее крупные обрывки 50 мм дл. Верхушка имеет слабовыраженные крупные зубцы. На ширину листа приходится 7—18 жилок.

Листья амфистоматные. Строение верхней и нижней эпидерм различно. Верхняя эпидерма сложена удлиненными 4-угольными и косоугольными, веретеновидными, реже короткими 4-угольными клетками. Над жилками клетки у́же, часто веретеновидные. В верхней эпидерме устьица одиночные.

Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. Основные клетки эпидермы в устьичных полосах чаще короткие 4-угольные, реже удлиненные прямо- и косоугольные, встречаются ряды сплюснутых клеток. Безустьичные полосы состоят из 8—10 рядов удлиненных узких косоугольных и веретеновидных клеток. Стенки основных клеток эпидермы прямые, иногда вогнутые (выпуклые), углы клеток в устьичных полосах закругленные, в безустьичных — заостренные. Трихомные образования основных клеток эпидермы в виде бородавок или папилл. Ширина срединных и краевых устьичных полос различна. На ширину краевых полос приходится 2—4 устьица, на ширину срединных — 4—6 устьиц. Иногда устьица в устьичной полосе образуют прерывистые ряды. Побочные клетки устьиц по степени кутикуляризации мало отличаются или не отличаются от основных клеток эпидермы. Полярные побочные клетки устьиц чаще короткие, редко удлиненные. Устьичные комплексы широкие, с плавным асимметричным контуром. Встречаются смежные устьичные комплексы. Каждая побочная клетка устьица имеет проксимальную папиллу. Размеры устьичных комплексов 40—70 × 80—125 мкм.

Замечания. По строению эпидермы ангренские листья идентичны листьям *P. taschkessiensis* Krasser var. *latifolia* Samyl. et Abilaev из юрских отложений Казахстана (Самылина, 1972). Имеется небольшое морфологическое различие: ширина ангренских листьев меньше (4—6 мм, а ширина казахстанских листьев 8—10 мм). В целом и ангренские, и казахстанские листья имеют хорошо выраженные самостоятельные признаки, что вполне позволяет выделить отдельный вид. От листьев *P. taschkessiensis* Krasser (Самылина, 1972) листья *P. latifolia* отличаются меньшей степенью кутикуляризации побочных клеток устьиц, наличием рядов сплюснутых клеток и более крупными папиллами в основных клетках эпидермы. По строению эпидермы листья *P. latifolia* сходны с листьями *P. markovitchiae* Kiritchk. et M. Shishk. (Киричкова и др., 1992). Различия заключаются в меньшей ширине листьев *P. markovitchiae* — не более 3 мм (у *P. latifolia* — 4—10 мм). У западносибирских листьев нижняя и верхняя эпидермы по топографии почти не различимы: в нижней и верхней эпидермах четко выделяются устьичные и безустьичные полосы; у листьев

P. latifolia в верхней эпидерме устьица одиночные. На ширину устьичных полос нижней эпидермы у *P. markovitchiae* приходится 3—4 ряда устьиц, у листьев *P. latifolia* — 4—6 устьиц.

Материал. Ангрен, Узбекистан, ангренская свита, средняя юра, колл. 821, обр. 15, 17, 25, 26, 28, 33, 35в, 37, 71.

Распространение. Среднеюрские отложения Узбекистана (Ангрен) и Казахстана (Тургай, Убаганский бассейн, Орловское месторождение).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкина Р. З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины. М., 1966. 148 с.

Гомолицкий Н. П. О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1828—1830.

Гомолицкий Н. П., Худайбердыев Р. Х., Юнусов У. К. Материалы к юрской флоре Ангрена // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1981. Т. 3. С. 3—70.

Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора Каратау // Тр. ГИН АН СССР. 1976. Вып. 284. С. 1—262.

Долуденко М. П., Рассказова Е. С. Гинкговые и чекановскиевые Иркутского бассейна // Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. М., 1972. 230. С. 7—43. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 230).

Киричкова А. И., Батяева С. К., Быстрицкая Л. И. Фитостратиграфия юрских отложений юга Западной Сибири. М., 1992. 216 с.

Орловская Э. Р. Нижнемезозойская флора Восточного Казахстана // Тр. Ин-та геол. наук АН КазССР. 1968. Т. 23. С. 64—75.

Орловская Э. Р. Юрская флора из Илийского угленосного бассейна // Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 93—107. (Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Т. 6.).

Принада В. Д. О строении кутикулы у листьев *Phoenicopsis*. Л., 1928. С. 411—420.

Самылина В. А. Систематика рода *Phoenicopsis* // Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. М., 1972. С. 44—81. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 230).

Самылина В. А., Киричкова А. И. Род *Czekanowskia* (систематика, история, распространение, значение для стратиграфии). Л., 1991. 139 с.

Самылина В. А., Лузина Н. В. Значение эпидермальных признаков листьев для систематики юрских голосеменных Ангрена (Узбекистан) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 24—32.

Сикстель Т. А. Некоторые данные о юрских отложениях долины р. Ангрен // Социалистическая наука и техника. Ташкент, 1939. № 7—8. С. 55—62.

Сикстель Т. А. Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб // Тр. Геол. ин-та АН ТаджССР. 1952. Т. 11. С. 1—103.

Сикстель Т. А. Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрен // Тр. Ин-та геол. наук АН УзССР. 1953. Вып. 7. Сб. 2. С. 41—66.

Туруманова-Кетова А. Н. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргизской АССР // Тр. Геол. музея АН СССР. 1931. Т. 8. С. 311—356.

Heer O. Beiträge zur Jura-Flora Sibiriens und Amurlandes // Flora fossilis arctica. Zürich, 1876. Bd 4. H. 2. S. 1—122.

Krasser F. Die von W. A. Obrutschew in China und Centralasien 1893—1894 gesammelten fossilen Pflanzen // Denks. Kais. Kl. Akad. Wiss. Bd 52. 1900. 152 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VI 1998

SUMMARY

The species of the genera *Czekanowskia* and *Phoenicopsis* in the Middle Jurassic deposits of Angren (Uzbekistan) are defined based on the leaf epidermal structure. One new species, *Czekanowskia samyliniae* Nosova sp. nov., and one new combination, *Phoenicopsis latifolia* (Samyl. et Abilaev) Nosova comb. nov., are described.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.262.24(571.63)

© А. А. Гончаров

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ДЕСМИДИЕВЫХ (*DESMIDIALES, CHLOROPHYTA*) ПРИМОРСКОГО КРАЯ (РОССИЯ)

A. A. GONTCHAROV. ADDITION TO THE DESMIDIAN FLORA (*DESMIDIALES, CHLOROPHYTA*) OF THE PRIMORSKY TERRITORY (RUSSIA)

В ходе изучения видового состава десмидиевых водорослей Приморского края были обнаружены 32 вида, разновидности и формы, новые для данной территории. Из них 14 указываются впервые для России. Все таксоны проиллюстрированы оригинальными рисунками и фотографиями, приведены их описания, а также данные о распространении.

Ключевые слова: *Desmidiales*, флора, Приморский край.

Флора пресноводных водорослей Приморского края отличается высоким разнообразием и насчитывает в настоящее время 1650 видов (1850 таксонов) (Gontcharov, 1996a). Порядок *Desmidiales* занимает одно из ведущих мест по числу видов (200 таксонов видового и внутривидового рангов). Водоросли из этого порядка широко распространены в водоемах края и, как правило, представлены в них значительным числом видов. В то же время для многих таксонов известны лишь 1—2 местонахождения на данной территории (Кухаренко, 1989). Наиболее благоприятными для развития десмидиевых являются небольшие заболоченные мезотрофные и мезотрофно-евтрофные озера и болота (Паламарь-Мордвинцева, 1982). Такие водоемы широко представлены в нижнем течении многих рек Приморья, а также вдоль побережья Японского моря. Немногочисленные альгологические исследования (Кухаренко, 1970; Догадина, Кухаренко, 1990), затронувшие такие местообитания, показали высокое разнообразие в них *Desmidiales*.

Дальнейшее изучение видового состава десмидиевых в таких местообитаниях позволило выявить новые и редкие для флоры региона таксоны (Gontcharov, 1996b). В настоящей работе приводятся 32 вида, разновидности и формы, впервые обнаруженные на территории края, 14 из них являются новыми для России.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили альгологические пробы, собранные автором в летние сезоны 1988—1997 гг. в ряде водоемов Приморского края. Как правило, отбирали водоросли бентоса и обрастаний высших водных растений. Материал фиксировали 4 %-ным формалином и хранили в темном месте до момента определения. Обработку проб проводили в Университете Ибараки и Национальном институте экологических исследований (NIES, Япония). При этом использовали микроскоп Olimpus BH-2, фотографирование проводили фотонасадкой Olympus C-35AD. В случае, когда фотография не передает некоторых особенностей структуры клеточной стенки, имеющих важное таксономическое значение, она продублирована оригинальным рисунком, выполненным с помощью рисовального аппарата.

В таксономическом списке роды расположены по системе J. Růžička (1977, 1981), виды в родах — по алфавиту. Для каждого таксона приведены описание и данные об

общем распространении, а также о его местонахождении на территории Приморского края. Звездочкой отмечены таксоны, впервые приводимые для России.

Порядок *Desmidiales*

Closteriaceae

Closterium nematodes Josh. var. *proboscideum* Turn. (см. рисунок, *4*). Распространена в Европе, Южной (Индия) и Юго-Восточной Азии, Сев. Америке.

Оз. Черепашье (г. Артем).

Desmidiaceae

**Pleurotaenium alternans* (Nordst.) Nordst. (табл. I, *3*, *4*). Распространен преимущественно в тропических и субтропических районах (Африка; Юго-Вост., Южн. (Индия) Азия; Южн. Америка).

В заболоченном озере у станции Артем-II и в водохранилище в с. Никитовка Спасского р-на.

P. simplicissimum Grönbl. (см. рисунок, *1*; табл. I, *1*, *2*). Распространен преимущественно в Европе, указывался для Японии (Bando, 1988).

Озеро у станции Артем-II (г. Артем).

P. trabecula (Ehr.) Näg. var. *elongatum* Cedergr. (см. рисунок, *2*).

Широко распространенный таксон.

Водоемы на станциях Угольная и Спутник (г. Владивосток), оз. Утиное (Надеждинский р-н).

Actinotaenium wollei (W. et G. S. West) Teil. ex Růž. et Pouzar (= *Cosmarium globosum* Bulnh. var. *wollei* W. et G. S. West.) (табл. I, *5*). Вид широко распространен на всех материках, за исключением Австралии.

Встречен в небольшом заболоченном водохранилище (с. Никитовка) и в озере у станции Сунгач, находящихся на территории Спасского р-на.

Euastrum binale (Turp.) Ehr. ex Ralfs var. *papilliferum* Gutw. (см. рисунок, *3*; табл. I, *6*). Таксон распространен в Европе, Сев. и Южн. Америках, Азии. P. Coesel (1984) считает его арктоальпийским видом.

В заболоченных водоемах на станции Рязановка (Хасанский р-н) и оз. Елисеевское (Тернейский р-н).

E. insulare (Wittr.) Roy var. *basichondrum* Messik (табл. I, *7*). Распространение этого таксона приурочено к бореальным районам Европы и Сев. Америки, хотя он отмечался и в Австралии, Новой Зеландии и Южн. Америке (Бразилия).

Обнаружен в каналах осушительной системы у оз. Утиное (Надеждинский р-н).

**E. luetkemuelleri* Ducell. var. *carniolicum* (Lütkem.) Krieg. (табл. I, *8*). Широко распространенный таксон, однако ранее только типовая разновидность сообщалась для европейской части страны (Коссинская, 1960).

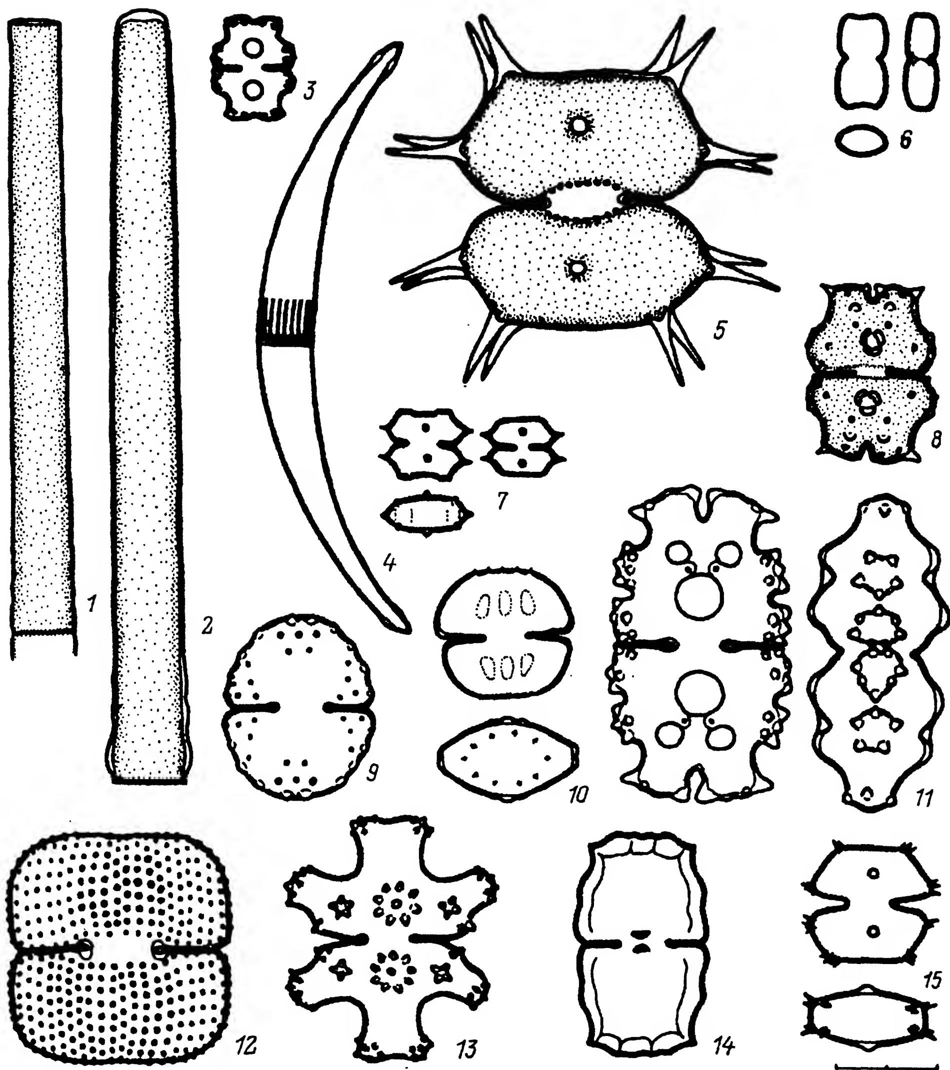
Заболоченные водоемы в районе станции Спутник (г. Владивосток).

**E. platycerum* Reinsch. (см. рисунок, *13*; табл. I, *9*). Распространен в Европе, Азии, Африке.

Водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н) и старицы р. Уссури (Яковлевский р-н).

**E. praemorsum* (Nordst.) Schmidle (см. рисунок, *11*; табл. I, *10*). Вид является редким, его распространение приурочено к тропическим и субтропическим регионам Африки, Азии и Австралии.

Нами обнаружен 1 X 1997 в заболоченном искусственном водоеме на станции Спутник (г. Владивосток). Вероятно, этот таксон появляется здесь спорадически,



Десмидиевые водоросли Приморского края.

1 — *Pleurotaenium simplicissimum*, *2* — *P. trabecula* var. *elongatum*, *3* — *Euastrum binale* var. *papilliferum*, *4* — *Closterium nematodes* var. *proboscideum*, *5* — *Xanthidium antilopaeum* var. *basiornatum*, *6* — *Cosmarium gonioides*, *7* — *C. sinostegos* var. *obtusus*, *8* — *Euastrum pulchellum*, *9* — *Cosmarium quinarium*, *10* — *C. decahondrum*, *11* — *Euastrum praemorsum*, *12* — *Cosmarium biretum*, *13* — *Euastrum platycerum*, *14* — *Cosmarium tetragonum* var. *ornatum*, *15* — *Xanthidium variabile*. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* — 80 мкм; *3*, *5*—*15* — 20 мкм.

поскольку пробы в этих водоемах отбирались на протяжении нескольких лет в различные сезоны, однако он был встречен лишь однажды.

E. pulchellum Bréb. (см. рисунок, *8*; табл. I, *18*). Космополит.

Водоем в окрестностях станции Артем-II (г. Артем).

**E. subalpinum* Messik. var. *crassum* Messik. (табл. I, *15*, *16*). Сообщалась для Европы и Сев. Америки.

В заболоченных водоемах на станции Рязановка (Хасанский р-н).

Cosmarium biretum (Bréb.) Ralfs (см. рисунок, *12*). Вид очень широко распространен, однако встречается преимущественно в арктоальпийских условиях (Förster, 1982).

Водоемы на станциях Артем-II (г. Артем) и Сунгач (Спасский р-н), старица р. Уссури (Яковлевский р-н).

**C. decahondrum* Roy et Biss. (см. рисунок, *10*; табл. I, *20*). Распространен в Сев. Америке, Европе, Африке, Азии (Япония).

В заболоченных водоемах на станции Рязановка (Хасанский р-н) и в водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

C. gonioides W. et G. S. Wes (см. рисунок, *6*). Широко распространенный вид. В России был известен только из северо-западных районов страны.

В окрестностях с. Рязановка (Хасанский р-н).

**C. norimbergense* Reinsch var. *depressum* (W. et G. S. West) Krieg. et Gerloff (табл. I, *14*). Широко распространена на всех материках, за исключением Австралии.

Оз. Черепашье (г. Артем), водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

C. quinarium Lund. (см. рисунок, *9*; табл. I, *21*, *22*). Широко распространенный вид. В России был известен только для северо-западных районов страны.

Водоемы на станциях Рязановка (Хасанский р-н) и Спутник (г. Владивосток).

C. sinostegos Schaarschm. var. *obtusus* Gutw. (см. рисунок, *7*; табл. I, *11*). Разновидность характеризуется широким распространением. В России она сообщалась для европейской части и Зап. Сибири.

Найдена в оз. Черепашье (г. Артем), заболоченных водоемах у станции Спутник (г. Владивосток), водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н), а также в каналах осушительной системы у оз. Утиное (Надеждинский р-н).

**C. tetragonum* (Näg.) Archer var. *ornatum* Krieg. et Gerloff (см. рисунок, *14*; табл. I, *12*, *13*). Распространение этого таксона ограничивается Европой, Сев. Америкой и Африкой. Ранее он не приводился для территории России и, вероятно, впервые указывается для Азии.

Заболоченный водоем на станции Спутник (г. Владивосток).

C. tumidum Lund. (табл. I, *19*). Широко распространенный вид.

Водоемы в окрестностях станции Артем-II (г. Артем), водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

C. wittrokii Lund. (табл. I, *17*). Распространен в Европе, Сев. и Южн. Америках, Азии. С точки зрения Förster (1982), является арктоальпийским видом.

В старице р. Уссури (Яковлевский р-н), водоем на станции Угольная (г. Владивосток), заболоченное озеро у с. Раздольное (Надеждинский р-н).

Xanthidium antilopaeum (Bréb.) Kütz. var. *basiornatum* Eichl. et Racib. (см. рисунок, *5*). Европа, Сев. Америка, Африка. Ранее в России эта разновидность приводилась только для северо-западных районов.

Небольшое заболоченное озеро в окрестностях с. Раздольное (Надеждинский р-н).

**X. variabile* (Nordst.) W. et G. S. West (= *Arthrodesmus smithii* Archer var. *variabile* Nordst.) (см. рисунок, *15*). Вид широко распространен на всех материках.

Водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

**Staurastrum hantzschii* Reinsch. var. *congruum* (Racib.) W. et G. S. West (= *S. renardii* Reinsch var. *congruum* Racib.) (табл. II, *1—4*). Ранее эта разновидность указывалась для Европы и Сев. Америки.

Обнаружена в водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

**S. sublaevispinum* W. et G. S. West (табл. II, *6*, *7*).

Сообщался для Сев. Америки, Европы и Юго-Вост. Азии.

Встречен в водоемах на станции Рязановка (Хасанский р-н), озерах Зара и Чухуненко Лазовского заповедника, водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

Примечание. Такие признаки, как утолщенная оболочка на концах лопастей или небольшие шипики (Scott, Prescott, 1961: tab. 53, *5*), свойственны представителям рода *Staurodesmus* Teil. Вместе с тем, R. Grönblad (1948: f. 21) показал эту водоросль с раздвоенными на концах лопастями, что не характерно для видов из упомянутого рода.

S. tetracerum Ralfs var. *irregulare* (W. et G. S. West) Brook (= *S. irregulare* W. et G. S. West) (табл. II, *14*, *15*). Хотя этот таксон впервые указывается для водоемов края, вероятно, он достаточно широко распространен здесь. Как отмечал A. Brook (1982), выступ в центре полуклетки, отличающий эту разновидность, хорошо заметен, как правило, только при виде сверху, и может быть легко просмотрен.

Водоемы в окрестностях гг. Владивосток, Артем, в Надеждинском и Спасском районах.

Примечание. Ранее (Gontcharov, 1996b) для водоемов г. Артем нами был приведен *S. depressipes* Scott et Grönbl. Повторный просмотр этих проб, а также изучение морфологической вариабельности *S. tetracerum* var. *irregulare* из других местообитаний показали неверность данного определения.

**S. trihedrale* Wolle (табл. II, *5*). Ранее вид был известен из Америки (Prescott et al., 1982), Японии (Hirano, 1959) и Новой Зеландии (Skuja, 1976).

Обнаружен в водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н).

Staurodesmus bulnheimii (Racib.) Brock. (= *Arthrodesmus bulnheimii* Racib.) (табл. II, *8*). Широко распространенный вид. Для Дальнего Востока России приводился с Курильских о-вов (Okada, 1934).

Заболоченные водоемы у станций Рязановка (Хасанский р-н) и Спутник (г. Владивосток).

S. extensus (Borge) Teil. (= *Arthrodesmus incus* Bréb. var. *extensus* Borge, *A. extensus* (Borge) Hirano) (табл. II, *13*). Широко распространенный вид.

Заболоченные водоемы в окрестностях станций Рязановка (Хасанский р-н) и Спутник (г. Владивосток), оз. Черепашье (г. Артем), водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н), озеро у пос. Виневитиново (Надеждинский р-н).

Sphaerozosma filiforme (Ehr.) Ralfs (= *Onychonema filiforme* (Ehr.) Roy et Biss.) (табл. II, *12*). Космополит.

На протяжении нескольких лет вид отмечался в водоемах в окрестностях станций Рязановка (Хасанский р-н), Артем-II (г. Артем) и Спутник (г. Владивосток).

**Spondylosium javanicum* (Gutw.) Grönbl. (= *S. nitens* (Wall.) Archer var. *triangulare* Turner f. *javanica* Gutw.) (табл. II, *10*, *11*). Европа (Финляндия); Центр. и Южн. Америка, Юго-Вост. Азия.

В старице р. Уссури (Яковлевский р-н) и небольшом водоеме у станции Сунгач (Спасский р-н).

**S. panduriforme* (Heimerl) Teil. var. *panduriforme* f. *limneticum* (W. et G. S. West) Teil. (= *Cosmarium moniliforme* (Turp.) Ralfs var. *limneticum* W. et G. S. West) (табл. II, *9*). Широко распространенный вид, однако ранее он не приводился для территории России.

Водохранилище в с. Никитовка (Спасский р-н), водоемы у станции Рязановка (Хасанский р-н).

Примечание. E. Teiling (1957) включил этот вид в состав рода *Spondylosium* Bréb. ex Ralfs, поскольку для него характерно образование коротких нитей. K. Förster (1969) указывал на наличие прикрепительных органелл на верхушке его полуклеток, что подтверждает верность сделанного изменения.

Данное исследование было поддержано грантом губернатора Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Догадина Т. В., Кухаренко Л. А. Водоросли // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника. Владивосток, 1990. С. 10—34.

Коссинская Е. К. Десмидиевые водоросли. М.; Л., 1960. 706 с. (Флора споровых растений СССР. Т. 5. Вып. 1).

Кухаренко Л. А. Материалы к флоре десмидиевых водорослей Приморского края // Водоросли и грибы Дальнего Востока, 1(3). Новосибирск, 1970. С. 107—116.

Кухаренко Л. А. Водоросли пресноводных водоемов Приморского края. Владивосток, 1989. 143 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982. 237 с.

Bando T. A revision of the genera *Docidium*, *Haplotaenium* and *Pleurotaenium* (*Desmidiaceae*, *Chlorophyta*) of Japan // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2. 1988. Vol. 22. P. 147—160.

Brook A. J. Desmids of *Staurastrum tetracerum* group from a eutrophic lake in Mid-Wales // Br. Phycol. J. 1982. N 17. P. 259—274.

Cedergren G. R. Bidrag till Kännedomen om sötvattens-algerna i Sverige I. Algfloran vid Upsala // Ark. f. Bot. 1913. Vol. 13. N 4. P. 1—43.

Coesel P. F. M. Notes on variation, geographical distribution and ecology of *Euastrum insulare* var. *basichondrum* (*Chlorophyta*, *Desmidiaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1984. N 144. P. 137—147.

Förster K. Amazonische Desmidieen 1. Teil Areal Santarém // Amazonia. 1969. N 2. S. 5—116.

Förster K. *Conjugatophyceae*, *Zygnematales* und *Desmidiales* (excl. *Zygnemataceae*). Das Phytoplankton des Sûsswassers. Systematik und Biologie. Stuttgart, 1982. 543 s.

Gerrath J. F. Morphological observations on the desmid *Cosmarium quinarium* Lundell from Pudding pond, New Hempshire // Nova Hedwigia. 1979. Vol. 31. N 1-2. P. 519—524.

Gontcharov A. A. The algal flora of the Primorsky Region, Russian Far East // Hydrobiol. 1996a. N 336. P. 93—97.

Gontcharov A. A. Contribution to the desmid flora of the Primorsky Territory, Russia // Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo. Ser. B. 1996b. N 23. P. 59—80.

Grönblad R. Freshwater algae from Täckton träsk // Bot. Notiser. 1948. N 4. P. 413—424.

Hirano M. Flora Desmidiarum Japonicarum. V // Contributions from the Biological Laboratory Kyoto University, 1959. N 7. P. 226—301.

Okada Y. The desmid-flora of the northern Kurile Islands // J. Imper. Fish. Inst. (Tokyo). 1934. Vol. 30. N 3. P. 123—199.

Prescott G. M., Croasdale H. T., Vinyard W. C., Bicudo C. E. M. A synopsis of Noth American desmids. Pt II. *Desmidiaceae*: *Placodermae*, Sect. 3. Lincoln; London, 1981. 720 p.

Prescott G. W., Bicudo C. E. M., Vinyard W. C. A synopsis of Noth American desmids. Pt II. *Desmidiaceae*: *Placodermae*, Sect. 4. Lincoln; London, 1982. 700 p.

Ralfs J. The British Desmidieae. London, 1848. 226 p.

Roy J., Bisset J. P. Notes on Japanese desmids. N 1 // J. Bot. 1896. N 24. P. 237—242.

Růžička J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Bd 1, 1. Stuttgart, 1977. 291 S.

Růžička J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Bd 1, 2. Stuttgart, 1981. 736 S.

Scott A. M., Prescott G. M. Indonesian desmids // Hydrobiol. 1961. Vol. 17. N 1-2. P. 1—132.

Skuja H. Zur Kenntnis der Algen Neuseeländischer Torfmoore // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V. 1976. Vol. 2. P. 7—158.

Teiling E. Some little known Swedish phytoplankters // Svensk Bot. Tidsk. 1957. Vol. 51. N 1. P. 207—221.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 9 VI 1998

SUMMARY

The study on the desmidian flora of the Primorsky Territory (Russia) was carried out. During the course of the study a number of taxa new to the region has been found. 32 species, varieties and forms are recorded. Fourteen taxa are recorded for the first time in Russia. All species are illustrated, the description of their morphology and biogeographical notes are given.

УДК 581.9 (470.111)　　　　　　　　　　　　　　　Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© А. А. Кустышева

НОВЫЕ НАХОДКИ РАСТЕНИЙ В «ЛЕСНОМ ОСТРОВЕ» НА РЕКЕ МОРЕ-Ю (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА)

A. A. KUSTYSHEVA. NEW RECORDS OF PLANTS IN THE «FOREST ISLAND» ON MOREY-YU RIVER (BOLSHAYA ZEMLYA'S TUNDRA)

«Лесной остров» на р. Море-Ю в Большеземельской тундре представляет собой единственный участок елового леса в пределах тундровой зоны. К нему постоянно обращаются ученые для изучения феномена существования темнохвойной тайги вне ее основного ареала. Этот «лесной остров» расположен на р. Море-Ю в северной полосе подзоны южных (кустарниковых) тундр (67°50′ с. ш., 60° в. д.). Он был обследован А. И. Толмачевым и С. А. Токаревских (1968), работавшими там с 3 по 17 июля 1967 г. Опубликованный ими список включает 208 таксонов сосудистых растений.

Летом 1998 г. (9—18 августа) я имела возможность посетить этот район в составе комплексной экспедиции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (координаты территории обследования: 67°49′20″—67°50′40″ с. ш., 59°59′—60°03′40″ в. д.).

Август 1998 г. был теплым, полностью растаяли снежники, прогрелись озера, обмелела р. Море-Ю, местами обнажились камни в ее русле.

Сбор материала проводили маршрутным методом. Маршруты охватывали расстояния до 2 км от уреза воды р. Море-Ю в глубь водораздела по обоим берегам. Обследованы основные типы растительных сообществ: 1) разновозрастные еловые группировки разнотравно-зеленомошные, хвощево-зеленомошные; 2) редколесья из *Betula tortuosa*; 3) кустарниковые и древовидные пойменные и тундровые ивняки; 4) кустарничково-моховые, пятнистые, дриадовые тундры; 5) обнажения песков в тундре; 6) болота; 7) озера. Собран 371 лист гербария сосудистых растений.

В результате флористического обследования было выявлено 38 видов, которые ранее для данной территории не указывались.

Номенклатура видов дана по сводке С. К. Черепанова (1995).

Selaginella selaginoides (L.) C. Mart. Очень редко, склон берега реки, разнотравная луговинка; разнотравная луговинка на берегу озера.

Sparganium hyperboreum Laest. Очень редко, высохшее озерко в тундре.

Potamogeton berchtoldii Fieb. Изредка, в озерах.

P. filiformis Pers. Очень редко, в озере.

P. perfoliatus L. Очень редко, в озере.

Agrostis canina L. Очень редко, разнотравная луговина на берегу реки.

Alopecurus aequalis Sobol. Очень редко, зарастающее русло реки.

Avenella flexuosa (L.) Drej. Редко, редкий ивняк с луговиком извилистым на берегу озера, еловые группировки луговиково-разнотравно-зеленомошные (обильно).

Lemna trisulca L. Часто, в озерах (обильно).

Juncus arcticus Willd. Очень редко, сырая разнотравная луговинка на берегу реки.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. Очень редко, разнотравные луговины на берегу реки.

Sagina intermedia Fenzl. Очень редко, дриадовая тундра.

S. saginoides (L.) Karst. Часто, разреженные травянистые луговинки на берегу реки и озера, ивняки, кустарничковые тундры.

Silene acaulis (L.) Jacq. Очень редко, кустарничковая тундра.

Stellaria crassifolia Ehrh. Очень редко, кустарничковая тундра в ложбине стока.

Draba glacialis Adams. Очень редко, мелкотравные луговины на берегу реки.

Alchemilla murbeckiana Bus. Очень редко, разнотравная луговинка на склоне озера.

Callitriche hermaphroditica L. Очень редко, в озере.

Myriophyllum verticillatum L. Очень редко, в озере (образует заросли).

Pyrola minor L. Очень редко, разнотравный ивняк на берегу озера.

P. rotundifolia L. Редко, еловые группировки разнотравно-моховые на склонах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Hara. Очень редко, еловая группировка разнотравно-моховая.

Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng. Очень редко, зарастание песков в тундре на склоне, рядом еловая группировка разнотравно-мохово-лишайниковая.

Vaccinium vitis-idaea L. Редко, еловые группировки хвощево-разнотравные, разнотравно-моховые.

Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni. Редко, мелкоразнотравные луговинки в пойменных ивняках на берегу реки и на берегу ручья.

Lomatogonium rotatum (L.) Fries. Часто, там же.

Castilleja lapponica Gand. Очень редко, кустарничковая тундра.

Linnaea borealis L. Очень редко, еловая группировка разнотравно-моховая.

Campanula rotundifolia L. Очень редко, редкое разнотравье на песчаных раздувах.

Cirsium helenioides (L.) Hill. Очень редко, разнотравная луговинка с ивами на берегу озера.

Erigeron borealis (Vierh.) Simm. Очень редко, еловая группировка хвощево-зеленомошная.

Erigeron politus Fries. Редко, разнотравные луговины на берегу реки.

Tripleurospermum subpolare Pobed. Редко, склоны на берегу реки (ромашково-щучковые луговины).

Hieracium alpinum L. Редко, разнотравный склон к озеру.

H. dolabratum (Norrl.) Norrl. Редко, ельник хвощево-моховой, разнотравный склон берега р. Море-Ю.

H. lapponicum Fries. Довольно часто, ельник разнотравно-зеленомошный, разнотравный ивняк, слабо задернованный склон берега р. Море-Ю.

H. congruens Norrl. Довольно часто, ельник кустарничково-хвощево-лишайниковый, разнотравный ивняк, разнотравный склон берега р. Море-Ю.

H. umbellatum L. Редко, разнотравный береговой склон р. Море-Ю.

Почти все виды, впервые найденные в «лесном острове», встречались редко или очень редко. В первую очередь это 8 водных и околоводных растений, развившихся в результате благоприятных погодных условий этого лета. Периодическое развитие водных растений в Большеземельской тундре отмечали О. В. Ребристая и С. А. Токаревских (1967), обнаружив в теплом августе 1965 г. большое число водных видов в низовьях р. Коротаихи чуть севернее «лесного острова». Найдены также арктоальпийские виды *Silene acaulis*, *Minuartia biflora*, отсутствие которых удивило А. И. Толмачева и С. А. Токаревских (1968), а также *Juncus arcticus*, *Draba glacialis* и др. Удалось обнаружить 7 новых видов гипоарктической фракции и 9 бореальных видов, в том числе *Pyrola minor* и *Linnaea borealis*, на отсутствие которых указывали А. И. Толмачев и С. А. Токаревских (1968), местами массово встречался *Avenella flexuosa* — характерный спутник еловых лесов. Таким образом, общее число видов локальной флоры (ЛФ) «лесного острова» на р. Море-Ю возросло до 246, что на 3 вида больше, чем в ЛФ «Пымвашор», на 22 вида — ЛФ «Сивая Маска», на 34 вида — ЛФ «Лек-Воркута» (Ребристая, 1977), т. е. ЛФ «Море-Ю» превосходит по числу видов южнее расположенные лесотундровые локальные флоры. Выводы А. И. Толмачева и С. А. Токаревских (1968 : 563) о том, что «ельники Море-Ю... не испытывают воздействия физико-географических условий, подавляющих их», подтверждаются нашими сборами.

Гербарные образцы хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН в г. Сыктывкаре (SYKO). Образцы видов рода *Hieracium* переданы в LE.

Я признательна О. В. Ребристой за просмотр гербария и правильности определения видов и А. Н. Сенникову за определение видов рода *Hieracium*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В., Токаревских С. А. Новые данные о распространении водных растений на крайнем севере европейской части СССР // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 98—103.

Толмачев А. И., Токаревских С. А. Исследование района лесного острова у р. Море-Ю в Большеземельской тундре // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 4. С. 560—566.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар

Получено 18 V 1999

УДК 582.594.2:581.9 (597)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 10

© **Л. В. Аверьянов**

НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ И НОВЫЕ ВИДЫ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV. NOMENCLATURE CHANGES AND NEW ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN THE FLORA OF VIETNAM

Приведены 2 новые номенклатурные комбинации — *Sunipia pallida* (= *Ione pallida*) и *Collabium evrardii* (= *Tainia evrardii*), а также местонахождения 15 таксонов орхидных, впервые отмечаемых для флоры Вьетнама (*Bromheadia tenuis*, *Bulbophyllum farreri*, *B. macraei*, *Calanthe angustifolia*, *Cleisostoma scortechinii*, *Cymbidium cyperifolium* subsp. *indochinense*, *Dendrobium gibsonii*, *Hemipilia calophylla*, *Mischobulbon longiscapum*, *Oberonia myosurus*, *Paphiopedilum* × *herrmannii* (*P. helenae* × *P. hirsutissimum*), *Pholidota yunnanensis*, *Taeniophyllum glandulosum*, *Vanda fuscoviridis*). Впервые для Вьетнама отмечен род *Hemipilia*. Разновидность *Liparis nigra* var. *flava* описывается впервые для науки.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, Вьетнам, новые находки, новые таксоны.

В предлагаемой работе продолжается публикация (Аверьянов, 1998) таксономических заметок и местонахождений новых редких орхидных, собранных автором и его коллегами в труднодоступных горных районах Вьетнама во время полевых экспедиционных работ 1997 г., проводимых в соответствии с научно-исследовательской программой Национального географического общества США «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама». Программа включала широкомасштабное описание флоры и растительности ряда крупнейших горных систем, расположенных на юге и севере Вьетнама. Районы наших исследований до настоящего времени в ботаническом отношении оставались практически неизученными. Поэтому при определении собранных коллекций постоянно обнаруживается большое число видов, ранее для флоры страны не отмечавшихся.

Во время полевых работ помимо орхидных было собрано более 16 000 образцов гербария высших растений. Собранные гербарные материалы в наиболее полном виде представлены в гербариях Института экологии и биологических ресурсов Национального центра естественных наук и технологии Вьетнама (HN) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). В рамках международного сотрудничества по изучению флоры Юго-Восточной Азии более или менее полные наборы дублетов переданы на хранение в гербарии Института биологических наук университета Орхуса, Дания (AAU), Миссурийского Ботанического сада, США (MO) и Национального музея естественной истории, Франция (P).

Гербарные образцы, собранные по программе «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама», обозначены на цитируемых ниже этикетках индексом VH (Vietnamese highlands) с соответствующим номером. В публикацию также включены немногочисленные, но интересные образцы орхидных, обнаруженные нами в коллек-

циях ботанических учреждений Вьетнама и частных коллекциях. Разумеется, они учитывались лишь в случае полной уверенности, что эти растения были собраны на территории Вьетнама.

Названия таксонов в списке даны в алфавитном порядке. Для каждого цитируемого образца приведены сокращенный текст этикетки и индекс гербария, где он гарантированно представлен.

Bromheadia tenuis J. J. Smith. S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city. Open sedgy swamp with Fokienia hodginsii on granite shelves of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12°12′, E 108°44′). Epilite. Rare. 24 IV 1997. N VH 4278 (HN, LE).

Bulbophyllum farreri (W. W. Smith) Seidenf. S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat town, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples. Flowers brightly orange-red, not smelled. 10—12 III 1997. N VH sine num. (LE).

B. macraei (Lindl.) Reichenb. f. N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Dry broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 750—850 m alt. Epilite on vertical bluffs. Central sepal purple-violet, lateral sepals pale yellow, petals dull yellowish, lip brightly yellow. Abundant. 25—27 V 1997. N VH 4897 (HN, LE).

Calanthe angustifolia (Blume) Lindl. S. Vietnam, prov. Kontum. Evergreen primary forest on W slope of Ngoc Linh mountain system at 1700 m alt. Herb up to 0.8 m high on the top of ridge. Not rare. 15 III 1995. N VN 782 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city. Closed primary mixed mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Noi Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12°09′, E 108°41′). Terrestrial and epilite herb. Common. 18 III 1997. N VH 2846 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay. Closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12°05′, E 108°40′). Terrestrial herb up to 0.7 m hg. Flowers white, not smelled, lip yellow. Common. 21 III 1997. N VH 3002 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city. Closed primary very wet broadleaved forest along stream canyon on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1700 m alt. (N 12°11′, E 108°43′). Terrestrial herb with leaves up to 1.5 m lg on steep slopes of shadow deep stream canyon. Not rare. 26 IV 1997. N VH 4384 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city. Primary closed broadleaved subcloud forest along Nui Hon Giao ridge at 1900—2000 m alt. (N 12°11′, E 108°43′). Terrestrial and epilitic herb. Very common on shadow slopes. 23 IV 1997. N VH 4186 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city. Closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12°07′, E 108°42′). Terrestrial herb up to 0.6 m hg. Very common. 3 IV 1997. N VH 3632 (HN, LE).

Cleisostoma scortechinii (Hook. f.) Garay. N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Remnant closed evergreen primary broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas near karst lake at 500—650 m alt. Epiphyte on shadow rocky slopes and bluffs. Tepals light pink with yellow tint, lip and spur purple-violet, sidelobes yellow. Not common. 25—27 V 1997. N VH 4860 (HN, LE).

Collabium evrardii (Gagnep.) Aver. comb. nov. — *Tainia evrardii* Gagnep. 1932, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), 2 Ser., 4:709.

Редкий вид, известный ранее только по голотипу. Изучение вновь собранных образцов, местонахождения которых перечисляются ниже, позволило однозначно установить родовую принадлежность этого таксона.

S. Vietnam, Prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city. Closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12°07′, E 108°41′). Prostrate herb on shadow slopes. Leaves pure green. Not rare at 1500—1600 m alt. 30 III 1997. N VH 3392 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city. Closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Noi Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12°06′, E 108°43′). Prostrate herb. Leaves with deep green spots. Very common on dry shadow slopes. 2 IV 1997. N VH 3526 (HN, LE); id., in 34 km to NE from Dalat city. Closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12°07′, E 108°42′). Prostrate terrestrial herb. Very common. Leaves with dark green spots. 3 IV 1997. N VH 3628 (HN, LE).

Cymbidium cyperifolium Wall. ex Lindl. subsp. *indochinense* Du Puy et Cribb. N. Vietnam, prov. Lao Cai, mt. Phang Xi Pang (Fan Tsi Pan), 2200 m alt. Primary closed evergreen broadleaved forest on granite. Epiphyte. 18 IV 1997, coll. Phan Ke Loc, N P-7371a (LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NEE from Dalat city. Old open secondary grassy coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* on river valley slopes on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450—1500 m alt. (N 12°08′, E 108°39′). Terrestrial ephemeroid herb on steep open slopes. Flowers dull yellow, tepals with deep purple-brownish stripes, lip dull yellowish with purple-brownish marks, anther yellow. Rare. 16 IV 1997. N VH 4006 (HN, LE).

Dendrobium gibsonii Lindl. N. Vietnam, prov. Hoa Binh, distr. Tung Khe. Primary evergreen mountain forest on vertical rock cliffs near the top of limestone ridge at 750—800 m alt. Near Mai Chau town. Epilite or epiphyte. 30 IV 1995. N HB 22 (LE).

Hemipilia calophylla Par. et Reichenb. f. N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt. Epilitic herb in crevices of open vertical limestone bluffs. Leaves pale green with small numerous purple marks. Not rare. 25—27 V 1997, N VH 4922 (HN, LE).

Liparis nigra Seidenf. var. flava Aver. var. nov.

A varietate typica planta nostra floribus pallide flavo-viridibus necnon labello rhomboideo minore differt.

L. nigra var. *flava* отличается от типовой разновидности бледно-желто-зелеными цветками и более мелкой и ромбовидной губой.

Typus: S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 40 km to NE from Dalat city. Closed primary evergreen broadleaved wet mt forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1650 m alt. (N 12°11′, E 108°43′). Terrestrial herb on shadow slopes of river valley. Flowers pure pale yellowish-green. Rare, but occasionally abundant. 26 IV 1997. N VH 4426 (LE — holo; AAU, HN, MO, P — iso).

Mischobulbon longiscapum Seidenf. N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17°40′, E 105°57′). Primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 500—550 m alt. Epilitic herb in mossy crevices of open rocks. Leaves above deep green with whitish tint above, deep purple-violet below. Not common. 16 V 1997. N VH 4653 (HN, LE).

Oberonia myosurus Lindl. N. Vietnam, prov. Hoang Lien Son, Sapa. 13 III 1972, coll. A. Tachtajan. N 39 (LE); id., prov. Ha Giang, Distr. Bac Quang (Quan Ba), around 4 km to SW from Can Ty town. Evergreen wet forest near top of remnant limestone mountain at 1000 m alt. Epilite on vertical cliffs of N exposition. 27 X 1995, N HG 069 (HN, LE); id., prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17°40′, E 105°57′). Primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt. Epilite on shadow vertical bluffs at 550—600 m alt. Not common, but occasionally abundant. 16 V 1997, N VH 4670 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 550—600 m alt. Epilitic herb on vertical shadow bluffs. Leaves pale green with white numerous smallest marks. Not common, but occasionally abundant. 25—27 V 1997, N VH 4973 (HN, LE).

Paphiopedilum ×herrmannii Fuchs et Reisinger (*P. helenae × P. hirsutissimum*). N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Dry broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 750—800 m alt. Epilitic and terrestrial herb on shadow rocky steep slopes and bluffs. Rare. 25—27 V 1997, sine num. (LE).

Pholidota yunnanensis Roilfe. N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt. Epilitic and subepiphitic herb. Abundant, especially on open rocks and bluffs. 25—27 V 1997, N VH 4985 (HN, LE).

Sunipia pallida (Aver.) Aver. comb. nov. — *Ione pallida* Aver. 1997, Бот. журн. 82, 3 : 144.

Уточнение дат опубликования свидетельствует о приоритете родового названия *Sunipia* Buch-Ham. (над названием *Ione* Lindl.), что потребовало новой номенклатурной комбинации для вида, недавно описанного по единственному образцу. Ниже приводятся еще два его местонахождения, лежащие несколько севернее области происхождения типа.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, in 29—31 km to NNE from Dalat city. Old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1550—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W (N 12°07′, E 108°36′). Epiphyte, mostly on *Lyonia* and *Lithocarpus*. Tepals pale green, lip pale green with light pink tint, margin of sidelobes black-purple, column green, anther yellow. Not rare. 14 IV 1997, N VH 3962 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city. Closed primary wet broadleaved forest on S macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600 m alt. (N 12°11′, E 108°43′). Epiphyte on high trees. Flowers yellowish. Not common. 21 IV 1997, N VH 4137 (HN, LE).

Taeniophyllum glandulosum Blume. S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city. Primary closed broadleaved cloud forest on tops of Nui Hon Giao ridge at 1950—2050 m alt. (N 12°11′, E 108°43′). Epiphyte on mossy stems of old trees in shadow places. Flowers pale yellowish-white. Rare. 23 IV 1997, N VH 4242 (HN, LE).

Vanda fuscoviridis Lindl. N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake. Open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt. Epiphyte and epilite. Common. 25—27 V 1997. N VH 4877 (HN, LE).

Выражаю сердечную благодарность всем участникам исследований по программе проекта. Кроме автора этой публикации в сборе гербарных коллекций наибольшее участие принимали вьетнамские ботаники Нгуен Тьен Хьеп (Nguyen Tien Hiep), Фан Ке Лок (Phan Ke Loc) и Нгуен Куок Бинь (Nguyen Quoc Binh).

Полевые исследования проводились при финансовой поддержке Национального географического общества США, грант «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама» (U.S.A. National Geographic Society, grant «Highland flora of the South Vietnam», N 5094-93, 5803-96).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Новости сист. высш. раст. СПб., 1998. Вып. 31. С. 39—67.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 X 1998

SUMMARY

Two new nomenclature combinations, *Sunipia pallida* (= *Ione pallida*) and *Collabium evrardii* (= *Tainia evrardii*) as well as the locations of 14 orchid taxa, newly recorded for the flora of Vietnam are given (including description of *Liparis nigra* var. *flava* var. nov.).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.087

© М. В. Илюшко, Н. А. Михайлова, Ю. Н. Журавлев

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД ОЦЕНКИ ОКРАСКИ ЦВЕТКА НА ПРИМЕРЕ *IRIS SETOSA* (*IRIDACEAE*)

M. V. ILYUSHKO, N. A. MIKHAILOVA, YU. N. ZHURAVLEV. SPEKTROPHOTOMETRIC MEASURE OF COROLLA COLOR IN *IRIS SETOSA* (*IRIDACEAE*)

Приведен метод количественной оценки окраски околоцветника у ирисов с помощью спектрофотометра СФ-18. Измерения проводятся на изолированных пластинках наружных долей околоцветника прижизненно в специальной кювете. Обнаружено, что спектры отражения околоцветника растений *Iris setosa*, интродуцированных во Владивостоке из 8 разных местообитаний, варьируют. Спектры отражения *Iris setosa* и *I. sanguinea* имеют повышенные коэффициенты отражения в сравнении с *I. ensata*. Предлагается использовать данные окраски околоцветника в качестве одного из количественных признаков при популяционных исследованиях.

Ключевые слова: окраска околоцветника, *Iris*, методика.

Окраска цветка — один из важных признаков, используемых при решении вопросов систематики и экологии растений, в частности ирисов и некоторых других декоративных растений (Шевченко, 1992). Окраска цветка ириса считается генетически детерминированной (Tiffney, 1974; цит. по: Kron, Stewart, 1994), поэтому можно ожидать, что ее вариации могут быть использованы в изучении внутривидовой изменчивости и дифференциации популяций (Kron, Stewart, 1994). Но примеры такого использования признака окраски околоцветника практически исчерпываются случаями, когда его цвет поддается качественному определению. Количественные различия в интенсивности окраски, часто весьма заметные, остаются неиспользуемыми, очевидно, в связи с трудностью их объективной оценки. Несколько уменьшает субъективность в оценке окраски использование атласов цветных шкал. Однако современные оптические приборы позволяют перейти от субъективных визуальных определений окраски растений к количественному измерению их способности рассеивать (отражать) и поглощать световую энергию, что открывает возможность использовать признак окраски в популяционных исследованиях. Проблема, однако, заключается в том, что человеческое зрение, несмотря на субъективность восприятия, обладает большей чувствительностью и может дифференцировать окраску в пределах, недоступных современным оптическим приборам.

В данной работе изучали возможность использования оптических характеристик (светоотражение, светорассеивание) для оценки вариабельности окраски цветков ирисов на примере *Iris setosa* Pall. ex Link. Этот вид занимает обширный ареал на Азиатском и Американском континентах (Mathew, 1981) и обладает широким диапазоном внутривидовой изменчивости (Доронькин, 1987), в том числе в отношении окраски околоцветника (Миронова, 1982). Так, сообщалось, что ирисы Аляски обычно лилово-голубые, а восточных штатов Канады — голубые (Mathew, 1981), Камчатки — фиолетовые, голубые, малиновые (Комаров, 1927). На Курильских о-вах окраска цветков варьирует от голубой до темно-фиолетовой у растений, произрастающих рядом.

Материал

Использовали коллекцию живых растений ирисов Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН, которая представляет в основном Курильский архипелаг и некоторые другие районы Дальнего Востока. Растения *Iris setosa* были интродуцированы двумя годами ранее с южных островов Курильской гряды. На о-ве Итуруп образцы были собраны в районе пос. Курильск, бухты Рейдовая и др.; на о-ве Кунашир — на берегах озер Круглое и Алигер; на о-ве Зеленый — на берегах озер Утиное и Среднее. В Приморском крае раскрывающиеся бутоны собирали в естественной популяции в районе бухты Шамора, а из поселка Ольга интродуцировали растения в 1996 г. Для сравнения были использованы *I. ensata* Thunb. и *I. sanguinea* Hornem., интродуцированные из Ханкайского р-на Приморья. Во всех случаях для работы брали пластинки наружных долей околоцветника.

Спектрофотометрирование околоцветника и расшифровка спектров

Спектрофотометрические измерения проведены в период массового цветения, в июне, на протяжении одной недели по мере распускания бутонов. В работе использовали недавно раскрывшиеся цветки до начала высыпания пыльцы из пыльников. Цветоносы срезали в утренние часы при температуре 18—22 °С, помещали срезом в воду и переносили в лабораторию, где проводились измерения.

Для спектральных анализов использовали спектрофотометр СФ-18. Был применен метод прямого спектрофотометрирования без физико-химической обработки пигментов околоцветника. Размер оптически анализируемой поверхности прибора приблизительно равен кругу с диаметром 27 мм, что находится в пределах площади одной пластинки наружной доли околоцветника. Отсюда можно было ожидать высокой воспроизводимости результатов определений. Однако опыт показал, что спектрофотометрические характеристики одной и той же пластинки при повторных измерениях обнаруживают определенный разброс, который зависит от ориентации пластинки в кювете. Поэтому измерительная кювета была оснащена плоским кольцом, с помощью которого пластинка фиксировалась в плоскости кюветы перпендикулярно изображению нити источника освещения. Также следили, чтобы рабочая часть кюветы полностью закрывалась растительной тканью с гомогенной окраской. В этом случае разброс повторных измерений не превышает 1.0—1.5 % измеряемой величины.

Спектральные характеристики отражения околоцветника ирисов разных видов, полученные с помощью спектрофотометра, представляют собой плавные кривые без ярко выраженных экстремумов (рис. 1). Спектрофотометрические кривые двух близких по окраске околоцветников (синяя) видов — *I. setosa* и *I. sanguinea* — имеют сходный характер, но заметно различаются по величине отражения в синей и красной областях спектра. Спектр отражения у *I. ensata* характеризуется повышенными коэффициентами отражения в коротковолновой области. По-видимому, цветки *I. ensata* не имеют в клетках околоцветника антоцианов, отражающих в синей области. Это может быть связано как с их физическим отсутствием, так и с переходом в неокрашенную или красную форму. Данное обстоятельство после его выяснения может иметь самостоятельное значение для систематики ирисов.

Спектрофотометрические характеристики 6 пластинок наружных долей околоцветника, принадлежащих 3 цветкам с 2 разных растений *I. setosa*, представлены семейством близких по форме спектральных кривых (рис. 2), причем спектральные кривые отдельных цветков могут пересекаться. Вследствие этого поиски различий между цветками следует сосредоточить на измерениях угла наклона линейной части спектральной кривой к оси X и на значениях ρ в синей и красной областях спектра.

Спектр отражения *I. setosa* можно разделить на 4 зоны, включающие в себя 2 зоны повышенных значений спектральных коэффициентов: коротковолновую (420—490 нм) и длинноволновую (680—740 нм), в которых отмечена наибольшая

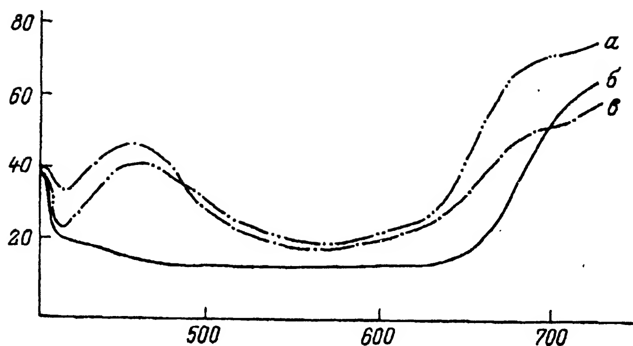


Рис. 1. Спектрофотометрические характеристики отражения пластинки наружных долей околоцветника различных видов ирисов.

а — *I. setosa*, *б* — *I. ensata*, *в* — *I. sanguinea*. По оси абсцисс — длина волны, нм; по оси ординат — коэффициент отражения ρ, %.

вариабельность показателей. При этом в синей области выявляется оформленный пик отражения, положение вершины которого варьирует в небольших пределах у разных растений. Такое поведение свидетельствует о том, что за отражение в этой области отвечают 2 и более синих пигментов. Характер отражения в красной области не дает возможности оценить число пигментов, ответственных за результаты наблюдений. Зона 550—570 нм характеризуется низкими и почти постоянными коэффициентами отражения, в зоне 600—640 нм спектральная кривая имеет небольшой изгиб.

Мы записали и расшифровали таким путем спектры отражения 113 цветков растений ирисов, интродуцированных из разных мест. В расчетах использованы данные для 67 растений из разных мест обитаний (см. таблицу). Спектральные коэффициенты отражения для 10 длин волн: 420, 440, 450, 470, 570, 620, 660, 680, 720, 740 нм. По их значениям рассчитывалась средняя ордината $\bar{\rho}$, пропорциональная суммарному количеству энергии видимых лучей, отражаемой от образца.

Средние значения коэффициента $\bar{\rho}$ находятся в пределах от 41.39 до 47.15 % у разных выборок (см. таблицу). Достоверные различия, рассчитанные на основе критерия Стьюдента, образует выборка 6 с выборками 1, 3, 8. Внутри выборок наблюдается высокая степень изменчивости коэффициентов отражения, при этом в синей и красной областях спектра показатели наиболее вариабельны. Высокие коэффициенты вариации значения $\bar{\rho}$ имеют выборки 4 и 8 (17.84 и 15.58 соответст-

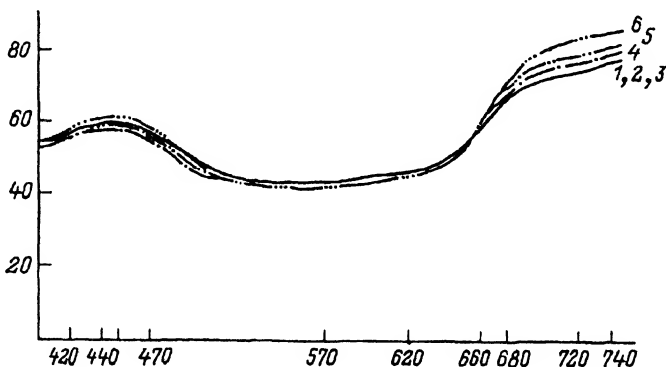


Рис. 2. Спектрофотометрические характеристики 6 пластинок наружных долей околоцветника, принадлежащих 3 цветкам с двух разных растений *I. setosa*.

1, *2*, *3* — растение № 1 (три цветка с минимальной тотальной разницей); *4*, *5*, *6* — растение № 2 (три цветка с максимальной тотальной разницей). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Значения коэффициентов отражения околоцветника, усредненных по 10 длинам волн, и их коэффициенты вариации для разных популяций

№ выборки	Месторасположение популяций	Число растений	$\bar{x} + S_{\bar{x}}$	V, %
1	О-в Зеленый, оз. Утиное	11	42.04 ± 4.88	11.66
2	О-в Зеленый, оз. Среднее	7	42.91 ± 4.59	10.70
3	О-в Итуруп, пос. Курильск	9	42.76 ± 3.88	9.07
4	О-в Итуруп, бухта Рейдовая	8	42.33 ± 5.77	17.84
5	О-в Кунашир, оз. Круглое	4	47.15 ± 3.95	8.38
6	О-в Кунашир, оз. Алигер	4	47.00 ± 1.52	3.23
7	Приморский край, пос. Ольга	7	45.64 ± 3.05	6.68
8	Приморский край, бухта Шамора	17	41.39 ± 6.56	15.85

Примечание. $\bar{x}$ — среднее значение коэффициента отражения $\bar{\rho}$, $S_{\bar{x}}$ — среднее квадратическое отклонение $\bar{\rho}$, V — коэффициент вариации $\bar{\rho}$.

венно), а минимальный — выборка 6 (3.23), что, возможно, объясняется ее малочисленностью. Обнаруженные различия между растениями из разных местообитаний по коэффициенту отражения и его вариабельности указывают на изменчивость, которая может быть использована для оценки дифференциации популяций.

При оценке популяций наиболее значимыми являются признаки, подверженные влиянию отбора. Эта подверженность может быть выражена как отклонение в кривой распределения признака (Животовский, 1991). В этой связи было проверено распределение показателя $\bar{\rho}$ из всего массива данных и отдельно по выборкам. Наиболее яркий пример анормального распределения признака в выборке 8 приведен на рис. 3, коэффициент асимметрии 0.93. Следовательно, признак окраски околоцветника ирисов может быть использован в популяционных исследованиях.

В заключение следует заметить, что показатель $\bar{\rho}$ не отражает всей сложности кривой отражения и при дальнейшем усовершенствовании способов обсчета результатов спектрофотометрирования возможно более эффективное использование этого показателя в популяционных исследованиях.

Представленная работа была частично поддержана the Biological Sciences Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) and International Program Division of the U. S. National Science Foundation (grant numbers DEB-9400821 and DEB-9505031);

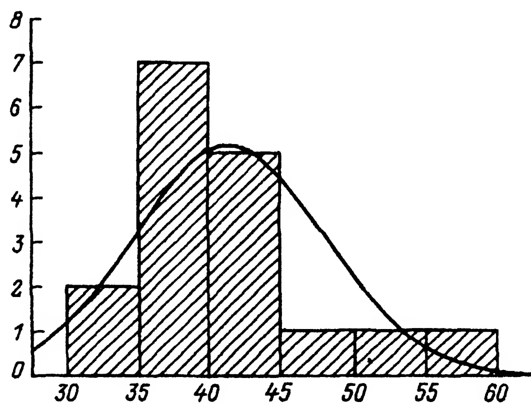


Рис. 3. Распределение значений $\bar{\rho}$ для околоцветников *Iris setosa* Приморского края, произрастающих на побережье бухты Шамора.

По оси абсцисс — коэффициент отражения $\bar{\rho}$, %; по оси ординат — число цветков, шт.

the Japan Society for the Promotion of Science (grant number BSAR-401), а также грантом ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дороькин В. М. Семейство *Iridaceae* Juss. в Сибири (систематика, хорология, охрана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 16 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 270 с.

Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. 1927. Т. 1. 339 с.

Миронова Л. Н. Ирисы Приморского края (распространение, антэкология, развитие в культуре, перспективы использования и задачи охраны генофонда): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1982. 27 с.

Шевченко Г. Т. Полихромность ириса карликового и результаты селекционной работы // Эколого-ботанические аспекты интродукции растений в условиях северного Кавказа. Краснодар, 1992. С. 170—173.

Kron P., Stewart S. C. Variability in the expression of a rhizome architecture model in a natural population of *Iris versicolor* (*Iridaceae*) // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 9. P. 1128—1138.

Mathew B. The *Iris*. London, 1981. 202 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 12 III 1998

SUMMARY

The quantitative approach based on the corolla color spectrophotometric evaluation in irises is proposed. Measurements were made using freshly isolated outer portions of the perianths placed in a special cuvette. It was found that the reflection spectra of the perianth varys among individuals of *Iris setosa* introduced into Vladivostok from eight populations grown in the Far East. In *I. ensata* the reflection spectra are lower than in *I. setosa* and *I. sanguinea*. The data on the perianth color are proposed to be used as one of the quantitative parameters in the study of populations.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 93 (47 + 57):581.9 (470.23) (091)

© А. К. Сытин

«FLORA PETROPOLITANA» ГРИГОРИЯ СОБОЛЕВСКОГО: ДВЕСТИ ЛЕТ СПУСТЯ

A. K. SYTIN. «FLORA PETROPOLITANA» BY GRIGORIJ SOBOLEVSKIJ: TWO HUNDRED YEARS LATER

Григорий Федорович Соболевский (1741—1807) родился на Украине, в городе Глухове Черниговской губернии. Как и другие петербургские украинцы — Нестор Максимович-Амбодик, Мартын Тереховский, Тимофей Смеловский, — он был медиком и педагогом, пользовался заслуженно высокой репутацией врача, как и они, построил безупречную служебную карьеру и разделял их особое пристрастие к ботанике. Избрав предметом своих ученых занятий познание флоры, он вошел в историю как автор «Flora petropolitana...» (Sobolewskij, 1799, далее — FP)[1] и «Санктпетербургской флоры...» (Соболевский, 1801, 1802, далее — СФ).[2]

Соболевский был истинным натуралистом и, «ходя по полям, лесам и болотам сей [СПб] губернии, делал в течение двадцати четырех лет наблюдения, где которая трава находится, в какое время расцветает и какие качества имеет ⟨...⟩ не щадя ни своего здоровья, ни издержек, для разъезду потребных» (СФ, 1 : I). В отличие от трех упомянутых малороссиян Григорий не был студентом Киевской духовной академии. Обладая приятным голосом и музыкальностью, он стал певчим в петербургской придворной Капелле (как позднее два других уроженца Глухова — Д. С. Бортнянский и М. С. Березовский) и исполнял вокальные сочинения — итальянские кантаты и православные церковные песнопения. Когда же голос его начал ломаться и настало время выбирать себе занятие на будущее, Соболевский поступил в семинарию Свято-Троицкой лавры в Сергиевом Посаде. Однако, дойдя лишь до средних классов — «пиитики», он оставил духовное поприще ради медицины.

3 июля 1757 г. Соболевский стал студентом училища при Санктпетербургском генеральном сухопутном госпитале, а окончив его 29 апреля 1761 г. со званием лекаря, в течение 14 лет жил в Европе, продолжая образование в Париже, а затем в Лейдене, где 17 февраля 1775 г. защитил диссертацию и получил докторский диплом. Вернувшись в Петербург, он был экзаменован Медицинской коллегией и получил разрешение на медицинскую практику. Соболевский стал доцентом сразу двух госпиталей и преподавал в обоих ботанику и «materia medica». Занимаясь со студентами в Медицинском саду на р. Карповке, Соболевский хорошо изучил

[1] [Sobolewskij G.] Flora Petropolitana, sistens plantas in Gubernio Petropolitano sponte crescentes, tam eas quae olim in Flora Ingrica Krascheninnikovii a Gortero enumeratae sunt, quam novas post annum 1764 hucusque a variis Botanicis Petropoli degentibus detectas, nunc vero generice ac specifice descriptas cum additione variarum observationum, atque Russica plantarum denominatione. Curante ⟨...⟩ Gregorio Sobolewskij. Petropoli, 1799. 355 p.

[2] [Соболевский Г. Ф.] Санктпетербургская флора, или Описание находящихся в Санктпетербургской губернии природных растений, с приложением некоторых иностранных, кои на открытом воздухе в здешнем страноположении удобно произрастают, и с показанием оных силы, действия и употребления, в пользу для сельских жителей и любителей травознания. Творение Надворного Советника, медицины Доктора, Государственной Медицинской Коллегии и Экономического Санктпетербургского Общества почетного Члена, Ботаники и материи Медики Профессора, Григория Соболевского. Ч. 1. СПб., 1801. 409 с.; Ч. 2. СПб., 1802. 424 с.

коллекцию лекарственных трав и заботился об устроении этого учреждения, заведуя им в отсутствие директора — профессора М. М. Тереховского. После его смерти Соболевский был назначен директором сада 23 июня 1796 г. с прибавкой жалования на 500 руб. (Липский, 1913—1915 : 437).

Свои досуги Соболевский посвящал изучению растений Петербурга: он часто бывал на Островах, Выборгской стороне, навещал более отдаленные предместья — Пулковскую и Дудерову горы, Гатчину и Красное Село, где летом квартировали гвардейские войска, главным полковым доктором которых он был пожалован указом Екатерины Второй 15 марта 1782 г. Мало-помалу любознательный медик стал знатоком флоры окрестностей северной столицы, а страсть к собирательству обогатила его коллекцией произведений трех царств природы. После смерти Соболевского она была приобретена Медико-Хирургической академией, где составила три натуральных кабинета — минералогический, ботанический и зоологический.

Знаток истории российских травохранилищ В. И. Липский (1913—1915 : 437—438) писал о ботанической части собрания Соболевского: «Она состояла из двух коллекций: одна в 4000 гербарных видов, другая из 2500 видов и 2000 семян. Обе поступили в Ботанический кабинет Медико-Хирургической академии. ⟨...⟩ Наконец, им же составлена была богатая библиотека из 1500 книг. Причем в Петербурге оставлены лишь более редкие книги, а остальные отосланы в Московское отделение Медико-Хирургической академии». Гербарий Соболевского хранился в Медико-Хирургической академии в Петербурге еще в 60-е гг. XIX в. (Гернет, 1864 : 6). Потом след его теряется, и нам не удалось обнаружить в фондах музея кафедры биологии и паразитологии Военно-медицинской академии ни одного образца, собранного рукой самого Соболевского.

Латинская «Flora petropolitana» была написана Соболевским по наблюдениям во время экскурсий в окрестностях северной столицы. Он имел предшественника в лице С. П. Крашенинникова (1713—1755), участника Великой Северной экспедиции и автора классического «Описания земли Камчатки». Став профессором ботаники Петербургской академии наук, в последние годы жизни Крашенинников совершал «ботанические обсервации» с целью изучения «растущих трав в Ингерманландии» (Гнучева, 1940: Манойленко, 1998). Рукопись Крашенинникова, включавшая 506 названий растений, расположенных по системе Адриана ван Ройена (A. van Royen), была переработана голландским ботаником Давидом де Гортером (D. Gorter) (1717—1783), одним из апостолов учения К. Линнея, приглашенным в Россию в качестве лейб-медика ко двору императрицы Елизаветы Петровны (Stafleu, 1971 : 176—179). Гортер отредактировал манускрипт Крашенинникова и опубликовал его в 1761 г. под названием «Flora ingrica».[3] Свое вмешательство он ограничил лишь введением биноминальной номенклатуры и расположением видов в соответствии с линнеевской системой, добавив новонайденные виды в приложении (1764 г.). Ф. П. Рупрехт считал издание этой книги недостаточно тщательным (Ruprecht, 1846 : 134). Другим предшественником Соболевского был академик Иоганн Георги. Опубликованная им компилятивная сводка (Georgi, 1790) являлась списком 823 растений, из которых 623 составляли цветковые.

FP увидела свет в 1799 г. при императоре Павле I, которому она посвящена. Оснащенная необходимым номенклатурным аппаратом и лаконичными диагнозами, FP соответствовала уровню флористических сводок своего времени, но в отличие от суховатых европейских каталогов содержала немногословные, но выразительные очерки местообитаний растений, запечатлевшие обаяние северного лесного края —

---

[3] В архиве библиотеки Национального музея естественной истории (Париж), в фонде Ж.-Э. Геттара (J.-E. Guettard), хранится рукопись «Flora ingrica continens plantas inter Petropolin, Novogrodium et Narvam urbem sponte credescens» (Fond 2148, manuscript N 247—252). Этот список включает в себя 599 биноминальных названий видов, расположенных по системе К. Линнея, и, по мнению P. Daszkiewicz (1998 : 281), является ранним опытом использования линнеевского метода в литературе Восточной Европы. Заметим, что название рукописи в точности повторяет название документа, хранящегося в Архиве РАН (СПб., филиал) (Гнучева, 1940 : 81), и, очевидно, является его копией, вывезенной из России Гортером.

многоводных проток невской дельты, тенистых и мшистых ельников, светлых боров с вереском, торфяных болот с багульником и ерником (*Betula nana* L.) у самых стен Александро-Невской лавры.

В этом сочинении Соболевский ввел в науку единственный новый вид — лисохвост равный (*Alopecurus aequalis* Sobol.). Этот злак, широко распространенный по всей умеренной зоне Северного полушария, до него не отличали от близкородственного *A. geniculatus* L. Обозначив морфологические различия между этими видами, Соболевский отметил их экологическую близость, указав, что нередко они обитают совместно на влажных лугах (FP : 16).

Появления FP было достаточно, чтобы имя Соболевского осталось в истории ботаники, но уже в 1801 г. вышла в свет его «Санктпетербургская флора» — первая региональная флора на русском языке. Это издание, почти в три раза превысившее FP по числу страниц, имело цель педагогическую: значительный раздел в нем посвящался разъяснению ботанической терминологии, чтобы «не только для знающих ботанику, но и для всех любителей травознания, и для сельских жителей сделать вразумительною и полезною» (СФ. 1 : I—II).

Соболевский, одаренный наблюдательностью и практической сметкой, не ограничился здесь лишь сведениями о местонахождении растений, он дал их подробные описания и перечислил многообразные свойства, вредные или полезные для животных и людей.

Две «Флоры» Соболевского существенно различаются: FP была изданием научным, СФ — популярным. Одно сочинение дополняет другое, и их легче анализировать в сравнении.

В небольшом введении в FP, первым назвав имя С. П. Крашенинникова, Соболевский перечислил лиц, причастных к изучению петербургской флоры. Это академики Петербургской Академии наук М. В. Ломоносов, Я. Штелин, И. Фальк, а также ее члены-корреспонденты: Д. Гортер, Э. Лаксман, Э. М. Патрин, И. Рудольф, И. Бебер (FP : VI).

В расположении растений Соболевский следует системе К. Линнея. FP включает в себя 656 видов цветковых (в СФ их уже 673) и 344 тайнобрачных (криптогамных) растений. Среди последних 26 относятся к папоротникообразным, 49 — к мхам (13 из них к печеночникам), 49 — к лишайникам и 207 — к грибам. Название вида снабжено ссылкой на первоисточник, которым является «Flora ingrica» (Gorter, 1761, 1764). Цитируются и другие сочинения, чаще остальных — многотомная «Flora danica» Георга Христиана Эдера (Oeder, 1761). Иллюстрации из этого атласа помогли Соболевскому идентифицировать петербургские растения. Синонимов он не приводит, но дает русские названия, одно или несколько. В большинстве случаев назван коллектор. Так, мы узнаем, что *Campanula latifolia* L. собрал М. В. Ломоносов «ad Fabricam Rudensem» (FP : 55), т. е. в окрестностях основанной им фабрики цветного стекла в Усть-Рудице близ Ораниенбаума (ныне г. Ломоносов).

Обычно Соболевский весьма точно указывает местонахождение растения. Например, *Ophrys cordata* L. (= *Listera cordata* (L.) R. Br.), называемая им по-русски «младенчица листосердечная», была собрана пастором и натуралистом Э. Лаксманом в болотистых лесах около Красного кабака («in sylva paludosa circa Crasnoy Cabak quatuor tantum specimina legit D. Laxmannus» (FP : 211). В СФ это указание повторяется, при этом отсутствует имя коллектора, но добавлено: «В больших лесах по сторонам дороги к городу Павловскому» (СФ. 2 : 200). Известно, что Красный кабак находился у начала Петергофской дороги, на северо-западной окраине деревни Автово, почти у самых ворот Красненького кладбища. Теперь это участок проспекта Стачек от Комсомольской площади до улицы Червонного Казачества. Можно предположить, что на месте современной городской застройки тогда стояли сыроватые березняки или елово-мелколиственные мшистые заболоченные леса, в которых обычно встречается эта орхидея.

Написанная для ученых, FP была непонятна малосведующим в латыни российским любителям ботаники. Русское издание СФ вознаградило их обширным разделом,

посвященным описательной морфологии с иллюстрациями и толковым словарем ботанических терминов. Разнообразные свойства растений освещались весьма подробно, с рекомендациями об использовании их в качестве лекарственных, красильных, прядильных и многих других надобностей. Имелись сведения о кормовой ценности трав.

Приобщая читателей к познанию растений, Соболевский обращал их внимание на свойственную травам пластичную модификацию жизненных форм, указывал на разнообразие очертаний пластинки листа в зависимости от положения его на побеге — в прикорневой розетке или на стебле. Градации фенологических фаз, меняющие облик растений, даже побудили его ввести особое понятие — «„momentum botanicum", или время ботаническое, когда оныя части, мало-помалу вырастая, в совершенном своем виде представляются» (СФ. 1 : V). Не были забыты и изменения габитуса, зависящие от условий местообитаний, когда растения, живущие «обыкновенно на сухой земле, по случаю перенесены бывают на влажную сочную землю или когда несколько тенью защищаются, часто вдвое выше и тучнее вырастают» (СФ. 1 : V). При этом Соболевский остается сторонником неизменности вида, согласно афоризму: «Quid-libet natura est consevatrix sui» («Любая природа хранит саму себя») — и с позиций креационизма отрицает популярную тогда доктрину о превращении одних видов в другие. В аннотации к одному из злаков он разъяснял это заблуждение: «97. *Lolium perenne* L. — Плевел многолетний. Древние народы, по незнанию сей травы, думали, что она из пшеницы перерождается, когда лето бывает дождливое, но опытами уже испытано, что во всей природе однажды Всемогущею волею созданное одно в другое переменится не может» (СФ. 1 : 119).[4]

Предпочитая лаконичным диагнозам пространные описания растений, Соболевский «старался латинские короткие загадки уничтожить и изъяснить особым порядком и многими словами, дабы тем лучше всяк угадать мог то, о чем речь идет» (СФ. 1 : III). Для определения растений он советовал изучать не только цветки, но и плоды.

Однако ни ученые притязания, ни методические достоинства труда Соболевского не заслужили одобрения у его преемников. Молодой Н. С. Турчанинов, впоследствии автор знаменитой «Flora baicalensi-dahurica», перепроверив прежние данные новыми флористическими изысканиями, опубликовал в 1825 г. «Список растений, находимых в окрестностях Санкт-Петербурга» (622 вида), где заметил, что Соболевским были «оставлены без поправки все ошибки, сделанные его предшественниками, которые он преумножил отчасти своими собственными» (Турчанинов, 1825 : 519).

Ф. Рупрехт (Ruprecht, 1846) в своем обзоре литературных источников, посвященных петербургской флоре, осудил Соболевского за некритическое компилирование данных Гортера, за небрежную цитацию образцов растений, собранных Бебером, Георги, Рудольфом, Штелиным и другими исследователями, и утверждал, что «из-за этих бредней и грубых ошибок авторитет его был настолько поколеблен, что многие ложные и сомнительные названия не были включены в „Перечень...", изданный Вейнманом[5]» (Ruprecht, 1846 : 133). Рупрехт признал подлинными новинками петербургской флоры лишь 9 из 41 названия новонайденных Соболевским видов, остальные же 32 были для него сомнительными (Ruprecht, 1846 : 135).

Не менее суровым критиком выступил и А. Н. Бекетов (1870 : 191). «„Флора" на родном языке могла бы иметь весьма счастливое влияние на пробуждение вкуса к ботаническим занятиям, но, не говоря уже об ошибках в нее вкравшихся, нельзя не заметить, что она составлена далеко не искусно». Заслужила упреки Бекетова и терминологическая часть сочинения: «Неудачная терминология Соболевского должна была иметь на распространение ботаники в России такое же пагубное влияние, как и тяжелые его описания» (Бекетов, 1870 : 192). «Автор как будто искал грубых

---

[4] Написание латинских названий приведено в соответствии с современным (Черепанов, 1995), а их номенклатурные эквиваленты даны в скобках. Русские названия цитируются по Соболевскому. Первая цифра перед названием вида является порядковым номером в его «Флоре».

[5] Weinmann, 1837.

выражений. Вместо слов стебель, он везде говорит „стебло", вместо слов ветви и ветки у него употребляется „сучье"» (Бекетов, 1870 : 191). «Он говорил плохим русским языком и мало вслушивался в говор народный», — так писал Бекетов (1870 : 192) о Соболевском, оценивая «Флору» как «довольно безобразную и уже вовсе устаревшую» (Бекетов, 1870 : 202).

«Хорошим образцом идей позднего феодализма» назвал сочинение Соболевского В. Л. Комаров (1940 : 21). По его словам, в нем «замечательно взаимное проникновение двух противоположностей: идеалистического витализма и вульгарного утилитаризма».

Стоит ли нам сейчас обращаться к несовершенной, неполной, написанной грубым слогом книге? Не лучше ли оставить ее любителям библиографических раритетов? Полагаем, что двухсотлетний срок, отдаливший нас от времени выхода в свет книги Соболевского, достаточен, чтобы оценить его труд без гнева и пристрастия, уже высказанных его непосредственными преемниками.

В самом деле, заимствованное из украинского слово «бруньки», которым Соболевский называл сережки ив, берез и тополей, не прижилось в русской ботанике, но его примитивный язык и неустоявшаяся терминология, уже облагороженные временем, все-таки не лишены наивной выразительности, что видно из фрагмента описания тимьяна (*Thymus serpyllum* L.): «Стебелья имеет многочисленные, разсыпные, твердые, к кореню деревянистые, ползучие, сучья красноватые во время расцветания восходящие, немного мохнатые, листочки маленькие, супротивные, твердые, яичные, плоские, тупоконечные, у основания реснистые, с обеих сторон точками втисненные. Цветы красносиние, в головки собранные, окончательные, чашечки багряные, струйчатые, нижняя губа с пурпуровым пятном. Разнота ее бывает большая и меньшая.

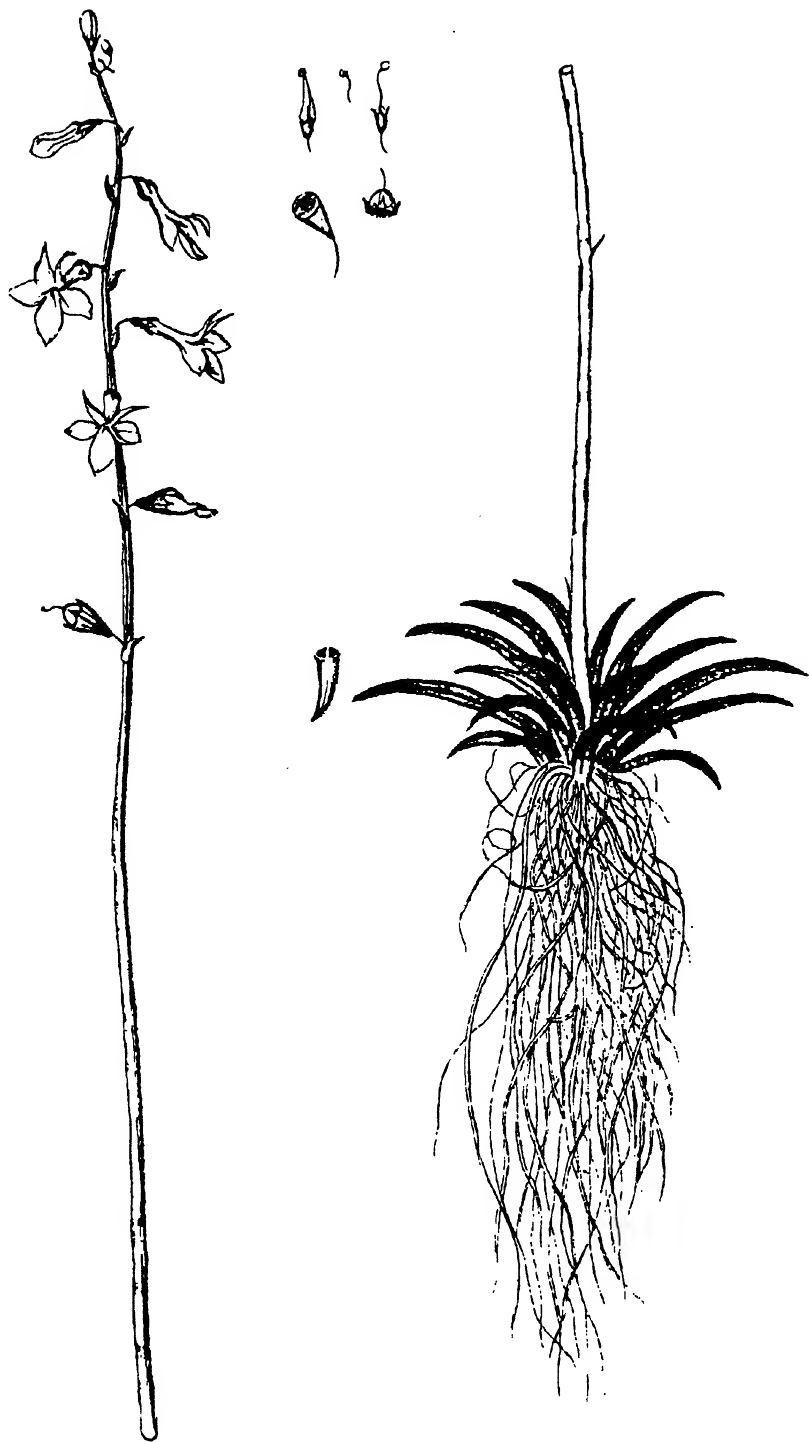
Живет по гористым и песчаным местам, по краям лесов и между редкими деревьями, в Парголове, на Поклонной горе и на Дудеровой, в верхней стороне реки Невы высокие берега ею почти одною покрываются и в других подобных местах везде.

Иначе, богородская трава называется. В аптеках употребляется, имеет запах пряный, приятный, вкус горьковатый, силу разводительную, возбудительную, немного горячительную, мочу и месячные гонящую. ⟨...⟩ Его цветы пчелам приятны. Козы и овцы его едят охотно. Свиньи не едят, а о коровах и лошадях еще не примечено» (СФ. 2 : 24—26).

Сегодняшним ботаникам интересно сопоставить сведения Соболевского с современными флористическими данными, а экологам, оценив разницу в распространении растений за два истекших столетия, объективнее судить о процессах, протекающих в экосистеме Балтийского региона, особенно его акватории. Именно водными и прибрежными растениями Соболевский особенно интересовался и хорошо знал их особенности, судя по выразительным и точным аннотациям. Вот обычные и теперь растения невской дельты: «35. *Scirpus lacustris* L. — Камыш постельный. Живет в водах стоячих по озерам и по тихим рукавам Невы реки. Около Каменного и Васильевского островов, за Галерною гаванью в довольном количестве. ⟨...⟩ Из него делают тюфяки для постелей и разные стулья им переплетают» (СФ. 1 : 87).

Отметим существенное достоинство: обобщая наблюдения о приуроченности вида, Соболевский старается показать и его роль в биоценозе: «615. *Sparganium erectum* L. — Ежеголовка прямая. Живет везде по болотам и наводненным берегам Невы реки и на Островах. Ея листы в старину употреблялись для пеленания малых детей. Она речки и озера делает тихими и рыбу к себе привлекает» (СФ. 2 : 211).

В конце XVIII в. население столицы еще не достигло 200 000 жителей, но по берегам Невы теснились не только дворцы, но и мануфактуры, конюшни, скотные дворы и бойни, огороды и кладбища, склады и верфи. Река принимала обильные органические стоки, но ее воды оставались еще достаточно чистыми: в них обитали такие чувствительные к загрязнению растения, как *Lobelia dortmanna* L. (рис. 1) и часто сопутствующий ей *Isoëtes*, любящие песчаное дно и прозрачную воду олиготрофных водоемов: «585. Лобелия Дортманская живет по берегам Невы реки в воде,



Lobelia Dortmanna.

Рис. 1. «*Lobelia dortmanna*».
Flora Danica. Vol. 1, fasc. 1, tab. 39 (1761).

а стебло с цветками из воды выводит. На Крестовском острову и в других меньших протоках Невы реки» (СФ. 2:180).

Турчанинов (1825:682) уже не находил лобелию в городских водоемах, отметив ее лишь «в ближайшем Парголовском озере, также возле Рябовой», а позднейшие коллекторы собирали лобелию из более отдаленных окрестностей Петербурга — в озерах у Липовых гор и Сяберо Лужского р-на, но чаще в холодных и чистых озерах Карельского перешейка, где численность популяций ее сокращается с усилением евтрофности вод. Этот редкий реликтовый вид, украшающий северные водоемы, замечательный своим амфиатлантическим распространением, является весьма уязвимым и занесен во все издания «Красной книги».

Один из двух сопутствующих лобелии видов полушников «703. *Isoëtes lacustris* L. — Полушильница озерная. Живет в озерах на дне, в Осиновой роще и в других подобных местах» (СФ. 2:283).

Это редкое споровое растение оказалось более устойчивым к загрязнению вод, его отмечал в черте города Турчанинов, находивший его «по Лахтинской дороге и на Крестовском острову, на дне речек и озер» (Турчанинов, 1825:876). Ныне он совсем исчез из городских водоемов, как и «154. *Hottonia palustris* L. — Готтонка болотная. Растет по глубоким тенистым и водянистым болотам в великом множестве. Также и в каналах Каменного и других островов Невы реки» (СФ. 1:163).

Дудерова гора тогда, как и теперь, была излюбленным местом паломничества санктпетербургских любителей ботаники. Их привлекало обилие редких лесных растений, обитающих под пологом широколиственного леса на крутых склонах холмов, возвышающихся до 175 м над ур. м. в северо-восточной части Ордовикского плато. Карбонатные почвы, богатые обломками известняков, хорошо прогреваемые дренированные склоны холмов дали убежище реликтам неморального комплекса.[6]

Соболевский находил здесь «в великом количестве» *Pulmonaria officinalis* L., *Primula veris* L., а также *Asarum europaeum* L., *Mercurialis perennis* L., *Viola mirabilis* L., *Vicia sylvatica* L., *Actaea spicata* L., *Clinopodium vulgare* L., *Anemone ranunculoides* L. Эти растения и сейчас обычны на Дудергофских высотах. Другие стали чрезвычайно редкими, как *Ophris monorchis* L. (= *Herminium monorchis* (L.) R. Br.) или *Cypripedium calceolus* L., представленный двумя популяциями (Росков, Серов, 1992:13). Еще можно встретить здесь *Lathraea squamaria* L. Это паразитирующее на корнях лещины растение является исключительно редким в других местах Ленинградской обл. Соболевский выразительно очерчивает особенности его местообитания: «422. Потаенница чешуйчатая, или Петров Крест. Живет на Пулковской горе и Дудеровой, также и в Осиновой роще, любит места влажные, наклоненные, в самых темных лесах и сторону горы северную, где солнце прямо никогда не осеняет, между гнилыми листьями, деревянными сучьями и никогда не высыхающими мхами» (СФ. 2:35).

Здесь обитает еще и сейчас горно-таежный вид *Ligularia sibirica* (L.) Cass. Соболевский приводит его как «562. *Cineraria sibirica* L. — Пепельник сибирский. Живет около города Гатчины и на Дудеровой горе. Он природою из Сибири около реки Енисея и Якута, но и в полуденной Европе находится» (СФ. 2:163). Попытка Соболевского осмыслить распространение вида впоследствии выросла в серьезную проблему. Соприроден ли данный вид местной флоре или же он натурализовался из культуры? И если *Ligularia sibirica* может быть признан реликтовым элементом, то заносный характер приводимого с Дудеровой горы Соболевским *Serapis rubra* L. (= *Cephalanthera rubra* (L.) L. C. Rich.) был очевиден уже Рупрехту.

Мы должны заметить, что едва ли найдется другая область Европейской России, где вопрос об адвентивном и аборигенном элементах флоры являлся бы более дискуссионным, чем окрестности Петербурга, а Дудергофские высоты являются одним из самых загадочных в этом отношении урочищ. Необходимо помнить, что на

---

[6] Урочище «Дудергофские высоты» в Красносельском р-не Санкт-Петербурга у пос. Можайский с 1991 г. охраняется государством как памятник природы. (Бибикова, 1992).

Дудеровой горе находился питомник, принадлежавший дворцовому ведомству. В нем выращивали многие экзотические растения и даже разводили фазанов. Может быть, старые буки на вершине Ореховой горы все еще живые, несмотря на ежегодно обмерзающие побеги, и посадки старых лиственниц и пихт на ее склонах сохранились еще с дореволюционных времен? Мы полагаем, что Дудергофские высоты, на которые постоянно совершаются экскурсии студентов, представляют идеальный объект для тщательного анализа истории каждого редкого вида.

С Дудергофских высот приводится *Lunaria rediviva* L. (Росков, Серов, 1992: 13), между тем Соболевский это растение здесь не находил, но указывал, что «440. Месячник многолетний, живет у реки Луги между деревнями Куровицею и Новою, в лесах в великом множестве» (СФ. 2: 52—53). Рупрехт (Ruprecht, 1860: 106) отметил, что после Крашенинникова никто не мог повторить этот сбор. Н. Н. Цвелев обнаружил *Lunaria rediviva* в 1977 г. на правом берегу р. Нарвы в окрестностях Ивангорода, южнее места, указанного Соболевским. Известно и местонахождение *L. rediviva* в редком лесу с липой, ясенем и кленом близ пос. Гостилицы. Этот участок был частью усадебного парка графов Разумовских. Пристрастие к редким растениям было наследственным в этой семье. Особенно ярко оно проявилось у графа А. К. Разумовского, основателя ботанического сада в Подмосковном имении Горенки. До сих пор в горенском парке обитает бересклет европейский — красивый кустарник, обычный в прибалтийских странах, о котором упоминает и Соболевский: «180. *Euonymus europaea* L. — Бересклет европейский. Находится в гористых лесах около реки Луги ⟨...⟩ Из его дерева делают в чужих краях наилучшие веретены для шелковых, золотых и кружевных фабрик, так же из уголья его делают живописцы карандаши, кои удобно вытираются и способны для абрису» (СФ. 1: 190—191). Эти ныне забытые за ненадобностью свойства растений, интересные для истории промышленности, могут быть полезными и флористам в качестве аргументов в обычных разногласиях по поводу включения синантропных растений, внедрившихся в естественный растительный покров, в региональные флористические списки. Как видно, в этом отношении свидетельствами Соболевского не стоит пренебрегать.

Наряду с этноботаникой изучение роли растений в человеческой деятельности минувших веков является проблемой культурологии. Санкт-Петербург был столицей, открытой европейским влияниям, и портом, связанным со всем миром. Город давал приют легко дичавшим растениям. Так, обычную в Европе *Cymbalaria muralis* Gaerthn., Mey. et Scherb. впервые нашел профессор элоквенции и поэзии, конференц-секретарь Академии наук Якоб Штелин на стенах Петропавловской крепости «In muro arcis Petropolitano» (SF: 149). Под названием *Antirrhinum cymbalaria* L. это растение фигурирует в списках Гортера и Соболевского: «425. Львиноуст стелистый. Живет на каменных стенах в крепости Санктпетербургской, а в других местах непримечен» (СФ. 2: 38). Это указание счел ошибкой Рупрехт. Однако *Cymbalaria muralis* давно натурализовалась в Петергофе; в сентябре 1997 г. автор этих строк нашел ее в г. Кронштадте на одном из старых домов в центре старинного города-гавани, а Г. Ю. Конечная — на стене одной из оранжерей Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Соболевский подчеркивает, что в СФ включены только самые обычные культивируемые растения, но не те, что выращивались в садах императорских резиденций или знатных любителей ботаники, таких как князь Н. Б. Юсупов или сенатор П. А. Соймонов, что непомерно увеличило бы список (FP: VI—VII). Среди обычных синантропных растений упомянута сирень (*Syringa*), как известно, пришедшая в культуру с Балкан, хотя Соболевский приписывал ей другое происхождение: «Деревцо природою из Персии, Индии восточной и других теплых стран, но обжилось здесь так, как бы оно было самородное» (СФ. 1: 67), или крыжовник (*Grossularia*): «Разводится и сама распложается по садам в великом количестве» (СФ. 1: 193). Некоторые растения выращивали ради запаха, как Божье дерево (*Artemisia abrotanum* L.): «...живет по садам везде» (СФ. 2: 145), или красивых цветков, как *Ornithogalum umbellatum* L. — «234. Птичье млеко белое. Разведено по многим садам и само

распложается кореньями луковчатыми». (СФ. 1:246). Разнообразной окраски сорта водосборов (*Aquilegia*) часто встречались «по краям лесов в Стрельной, в Парголове, где и много разности его находятся, так же и по садам» (СФ. 1:375). Отмечались и противоположные случаи, когда дикорастущие виды находили себе приют в рукотворном ландшафте. Так, редкая *Ajuga pyramidalis* L. — «390. Дубровка пирамидальная. Растет между травою в куртинах под деревьями в Императорском Летнем саду, дикая» (СФ. 2:1).

Иногда происхождение растений, чуждых природной флоре Петербурга, можно объяснить, только обращаясь к архивным источникам. Так, вышеупомянутый *Ornithogalum umbellatum*, а также *Astragalus cicer* L. и *Securigera varia* (L.) Lassen растут на берегах Черной речки, недалеко от станции метро с тем же названием. Здесь находился парк графа А. С. Строганова. Его собрание натуралий в доме на Мойке стало настоящим естественнонаучным музеем благодаря консультациям П. С. Палласа. В одной из записок Ж. Ромма (воспитателя сына графа) к академику в 1781 г. имеется перечень растений, выращенных из семян (Шаркова, 1982). Однако краткое существование этих беглецов из культуры малозначимо для истории растительного покрова.

Гораздо важнее анализ изменения численности и распространения аборигенных видов, являющихся доминантами зональных и экотонных сообществ, в особенности находящихся вблизи границы ареала. В этом случае они могут играть роль чутких индикаторов меняющихся условий среды.

Таковы тяготеющий к морским террасам Арктического побережья, сохранившийся лишь в немногих пунктах побережья Финского залива и на его островах «126. *Cornus suecica* L. [= *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.] — Дерен травчатый. Изредка находится в лесу около реки Луги» (СФ. 1:141) (рис. 2). Наверное, Соболевский находил его близ устья.

«293. *Saxifraga hirculus* L. — Каменосек козлий. Находится изредка по мокрым лугам и лесам, около Катерингофа,[7] у Красного Кабака и у Лигова» (СФ. 1:294) (рис. 3). Эта камнеломка встречается в сообществах гипоарктических кустарничков — главных ценозообразователей южных тундр и часто растет вместе с ерником: «634. *Betula nana* L. — Береза приземистая. Иначе березовый ерник называется. Живет по болотистым и гористым лесам, около Ладожского канала и Невского монастыря, в Парголове и других местах» (СФ. 2:222), — пишет Соболевский. Турчанинов (1825:873) подтвердил все указанные местонахождения ерника, добавив к ним еще и Охту. У стен Александро-Невской лавры его успел собрать в 1857 г. Fr. Körnike (LE!), но в ближних окрестностях города на болоте ерник еще встречался в Шувалове, Новой Деревне, Дибунах, Токсове, Левашове, Белоострове, Лахте до конца XIX в. Однако вследствие осушения болот этот некогда массовый вид стал редким, но не исчез из города. Ерник еще можно увидеть в северной части Петербурга, в Сосновском лесопарке, где его собрал в 1968 г. Р. В. Камелин и где он сохранился до сих пор в заболоченном сфагновом сосняке с березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), обитая лишь у самого комля древесных стволов. Плодоносящие здесь голубика, черника, брусника привлекают многих посетителей, протаптывающих дорожки между деревьями, где еще уцелели клюква, морошка и багульник.

Совершенно исчез не только из города, но из Ленинградской обл. *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. Между тем Соболевский приводит это растение как «362. *Cistus helianthemum* L. Ланданница солнцецветная. Живет по пригоркам около города Гатчины и в Койрове по краям лесов» (СФ. 1:371). Этот вид упоминается и в одном из первых списков растений Петербурга, составленном П. Дешизо (P. Deschisaux) в начале XVIII в. (Некрасов, 1959:252). В настоящее время *Helianthemum nummularium* редок. Он сохранился на известняках близ г. Изборска в Псковской обл. и изредка встречается по опушкам сосновых боров в Эстонии. Данные о былом распростране-

[7] Селение Екатерингоф находилось у Нарвской заставы.



Рис. 2. «*Cornus suecica*».
Flora Danica. Vol. 1, fasc. 1, tab. 5 (1761).

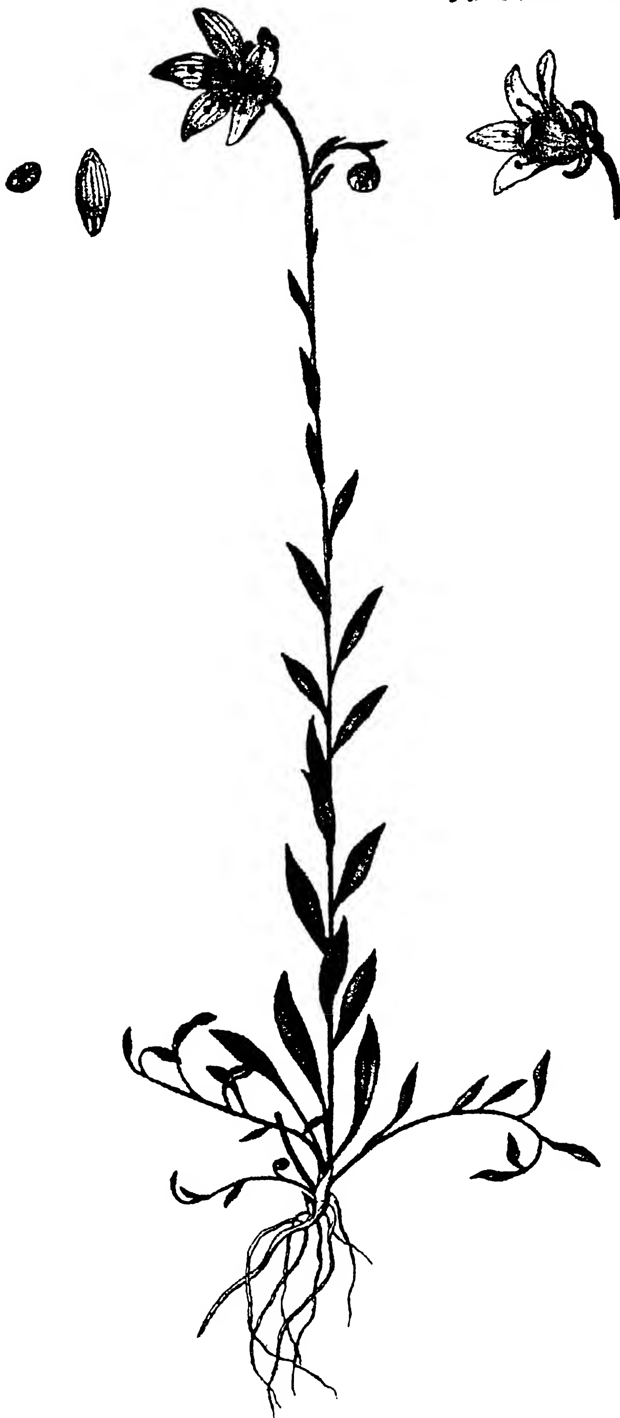


Рис. 3. «*Saxifraga hirculus*».
Flora Danica. Vol. 2, fasc. 4, tab. 200 (1765).



Рис. 4. «*Osmunda regalis*».
Flora Danica. Vol. 2, fasc. 4, tab. 217 (1765).

нии этого реликта перигляциальных степей важны для палеофлористической реконструкции биоты голоцена как свидетельство о распространении безлесных ландшафтов на северо-западе Европейской России, очевидно, в одну из ксеротермических фаз суббореального периода (приблизительно 4170—3970 лет назад).

Наконец, самый поразительный пример. *Osmunda regalis* L. является реликтовым обитателем болотистых ольшатников. Его ареал сильно фрагментирован (Западная Европа, Черноморское побережье Кавказа, Северная и Южная Америка, юго-западная Индия). Соболевский свидетельствует о нахождении *Osmunda regalis* на Карельском перешейке: «circa pagum Lembalova», (FP: 243), а в СФ указывает и другие местонахождения: «По мокрым лесам около деревни Лембаловой, в Осиновой роще и в других местах» (СФ. 2: 274). Ссылка на превосходную иллюстрацию из «Flora danica» (Oeder, 1765. Т. 2, таб. 217) (рис. 4) заставляет сомневаться в возможности отождествления этого папоротника с *Botrychium virginianum* (L.) Sw. Даже Рупрехт, чрезвычайно критически относившийся к данным Соболевского, не опровергал его нахождения и не считал его ошибкой (Ruprecht, 1846: 216).

Возможно, двести лет назад *Osmunda regalis* еще обитал в окрестностях Санкт-Петербурга. Это растение не найдено в Финляндии, но спорадически встречается в областях океанического климата в Северной Европе. *O. regalis* проникает в северные широты Скандинавии до 61° с. ш., где этот редчайший папоротник отмечен на западном побережье Ботнического залива и на юго-западном побережье Норвегии (Согне фьорд) (Birks, Paus, 1991). Его распространение из ледниковых рефугиумов, по мнению H. Birks, A. Paus (1991), датируется началом голоцена. Возможно, топкие болотистые леса еще скрывают это удивительное растение и оно будет найдено, как была обнаружена популяция *O. regalis* на юго-западе Белоруссии, в болотистом понижении близ оз. Селяки (Бурдин и др., 1986). Впрочем, следует помнить и о сакральном значении этого растения для язычников Северной Европы. Посвященное

громовнику Тору — верховному божеству скандинавского пантеона, оно могло культивироваться и сохраняться вблизи заброшенных капищ.

Таковы некоторые комментарии к сведениям о находках растений двухвековой давности. Достоверность источника мы принимаем без предубеждения, но с той мерой осторожности, с которой относимся к любым литературным данным, не подтвержденным гербарием. Соболевский делал немало ошибок. Однако мы хотим подробнее осветить труд старого ботаника не только ради юбилейной даты, но для того, чтобы понять, что изображенный им мир был другим, чем видим его мы, и не его вина в том, что этот мир меняется слишком стремительно. Поэтому, принимая к сведению такое, например, сообщение, что «107. *Globularia vulgarus* L. — Клубочник обыкновенный. Живет по сухим местам и полям около реки Луги» (СФ. 1 : 129), мы почти наверняка будем правы, решив что Соболевский, сравнивая обычный на опушках сосняков на песчаной почве *Jasione montana* L. с рисунком (а не гербарием), мог обмануться их поверхностным сходством. Но нельзя забывать и того, что на острове Готланд и на других островах южной Швеции живет настоящая *Globularia linnaei* Rouy, которая могла быть занесена на Ижорскую землю шведскими колонистами.

Что же касается сведений об опыте использования растений русскими людьми в конце XVIII в., то книга Соболевского является неоцененным источником их забытых свойств для ботанического ресурсоведения, этноботаники и медико-ботанических исследований.

Соболевский предостерегает от ядовитых растений и, являясь сведущим врачом, точно описывает симптомы отравления и предлагает меры срочной медицинской помощи, черпая их из собственной практики, например при отравлении беленой черной (*Hyoscyamus niger* L.). Он ссылается на мнение предшественников: «Писатели опытами доказывают, что сия белена есть самый страшный яд из царства растений и что она производит столь многие и страшные припадки и болезни, что их исчислить почти не можно 〈...〉 со всем тем, однако, козы и свиньи едят ее безвредно» (СФ. 1 : 180). Мы узнаем, что распространение картофеля вблизи Петербурга не вызывало крестьянских возмущений и бунтов: «176. *Solanum tuberosum* L. — Паслен узлокоренный. Природою из Америки и государства Перувии, но сеется и садится здесь во всей губернии в великом количестве; к нам выписали его из Голландии в 1768 году. Его вывезли в Европу в 1590 году, и теперь корень его везде в кушание всем известное употребляют и называют картофелями, из голландского слова ардаппель, или земляными яблоками» (СФ. 1 : 184).

Наконец, две эти «Флоры» являются памятником книжной культуры России. Оба издания напечатаны в типографии Медицинской коллегии. На гравированном фронтисписе изображена языческая аллегория, поясняемая цитатой из христианской литургии: «Твоя от твоих...» (рис. 5). Обращенная к высочайшему имени (отметим, что оба издания были посвящены правящим монархам, но вензель в FP заключает литер «П» (Павел I), тогда как в СФ — «А» (Александр I)) богиня Флора одной рукой воскуряет фимиам на жертвеннике, другой — возносит корзину, полную цветов, в подношение Орлу, несущему царский вензель и лавровую ветвь к сияющему солнцу. Гений Места, в облике крылатого малыша, протягивает Флоре травы, собранные у подножия статуи Изиды — самой Природы, пухлым локотком опираясь на плиту, украшенную гербом Санкт-Петербурга. Изображение Эскулапа, языческого бога-врачевателя, ведавшего исцеляющие свойства растений, напоминает о том, что травознание неразлучно с медициной. Надпись под аллегорической картиной Соболевский истолковывал как жертвенное приношение даров природы, «произрастающих в окрестностях престольного града, на разные употребления, а особливо на пользу врачевания служащие, Ему, яко Обладателю и Покровителю, Его же верноподданными с благоговением посвящаются». Латинское сочинение повергалось к стопам Павла I, русское — посвящалось молодому государю Александру I с надеждой на грядущее процветание наук, которого ждали от его царствования.

Смысл символов, как и язык ботаники, с младенчества был знаком Александру Павловичу — царевичу Хлору, искавшему Розу без Шипов, в стихотворной сказке,



Рис. 5. Гравированный фронтиспис «Твоя от твоих...» из книги Г. Ф. Соболевского «Санктпетербургская флора». Ч. 1. СПб., 1801.

написанной для него бабушкой, Екатериной Великой. Сама императрица, ничуть не сентиментальная во всем, что не касалось внуков, упражняла свою беспредельную память, заучивая названия растений по гербарным образцам, собранным в Австралии и на южных островах, открытых экспедицией Дж. Кука, присылаемым ей сэром Джозефом Бэнксом из Лондона или Джоном Фрезером из Северной Америки. Мать императора, Мария Федоровна, не упускавшая возможности посещать ботанические сады Европы, взяла за образец Малый Трианон Марии-Антуанетты и выращивала редкие растения в парках Гатчины и Павловска. Здесь же их изучал и сам порфирородный отрок, совершая экскурсии с академиком П. С. Палласом, дававшим уроки естественной истории великим князьям. И в самом деле, царствование Александра I было благоприятно для ботаники: открылись университеты в Санкт-Петербурге, Дерпте, Казани и Харькове, воспитавшие многих блестящих ученых, а в достопамятный 1812 г. был основан знаменитый Никитский ботанический сад в Крыму.

Надо полагать, что труд Соболевского не остался без награды. Однако его издание было осуществлено на средства подписчиков. Прилагавшийся в конце издания «Список особ, благоволивших взять билет на приобретение книги» позволяет представить круг любителей ботаники того времени. Среди 83 подписчиков имеются представители разных слоев образованного общества России. Начнем с придворных кругов. Здесь обер-гофмейстер А. А. Торсуков, управлявший гоф-интенданской конторой, сенатор П. И. Новосильцов, князья П. Я. Долгоруков и С. Н. Долгоруков — военный историк и нумизмат, а также командор П. Бутурлин. Среди военных — 10 офицеров высшего командного состава, причем генерал-майор И. П. Христовский пожелал приобрести экземпляр не только для себя, но и «для своих соседов» (СФ. 2 : 419). Много было любителей ботаники среди гражданских чиновников. Число подписчиков разных классов в соответствии с «Табелью о рангах» распределялось следующим образом. Среди действительных тайных советников (наиболее высокопоставленных лиц государства) таковых не оказалось, но среди тайных советников их было двое, действительных статских советников — шестеро, столько же и статских советников, коллежских советников — 11 (один из них — М. И. Савинский пожелал приобрести 10 экземпляров «Флоры»), надворных советников — 8, коллежский асессор — 1, титулярных советников — 2, коллежский секретарь — 1.

Столь же плодотворен был интерес к ботанике и в среде православных духовных лиц. Это сословие впоследствии дало России многих замечательных ученых. Среди подписчиков были 13 архиереев, причем 10 экземпляров заказал епископ вятский и слободской Амвросий, а 5 — епископ белорусский и могилевский Анастасий (его проповеди, лишенные риторических украшений, легко доходили до сердца; его ценила сама Екатерина Великая). Здесь были и 3 приходских священника. Духовные семинарии также хотели иметь книгу в своих библиотеках: саратовская — 1, а воронежская — 3 экз. Среди купцов ботаникой интересовались только три человека. Имелся единственный аптекарь Д. Р. Гродницкий, а врачей и учителей не было совсем. Среди подписчиков немало лиц незаурядных, оставивших свои имена в истории России. Это А. Н. Оленин, тогда преуспевающий в служебной карьере сановник, а впоследствии первый директор Публичной библиотеки, поэт М. Н. Муравьев, владелец типографии В. А. Плавильщиков, адьюнкт-профессор Медико-Хирургической академии Т. А. Смеловский, переведший «Философию ботаники» К. Линнея, граф Н. П. Резанов, главный начальник первой русской кругосветной экспедиции И. Ф. Крузенштерна и Ю. Ф. Лисянского в 1803—1806 гг. Единственная дама — надворная советница Е. И. Любимова. Завершает список «медицинского ботанического саду подмастерий Николай Иванов», более подробные сведения об этом талантливом садовнике содержатся в статье о М. М. Тереховском (Рудченко, Сытин, 1999).

Таким образом, создав свою «Флору», Соболевский выполнил просветительскую миссию, которой ждали от него «благородные любители сей науки» (СФ. 1 : II). Как известно, высшим признанием достоинств ботаника является присвоение его имени

роду растения. Назвав род из семейства крестоцветных именем *Sobolewskia* Bieb., знаменитый автор «Крымско-кавказской флоры» Ф. К. Маршалл фон Биберштейн справедливо увековечил имя автора «Санктпетербургской флоры».

Я благодарен за ценные замечания Н. Н. Цвелеву и Р. В. Камелину, Л. И. Крупкиной, любезно согласившимся прочитать рукопись, а также Г. Ю. Конечной, А. И. Сенникову.

Работа выполнена при финансовой поддержке института «Открытое общество» Дж. Сороса (грант OAE-818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А. Н. Взгляд на состояние исследования петербургской растительности // Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей. 1870. Т. 1. Ч. 1. С. 187—207.

Бибикова Т. В. Памятник природы «Дудергофские высоты» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. СПб., 1992. С. 126—133.

Бурдин А. Г., Шокало С. И., Шокало В. И. Новое местонахождение *Osmunda regalis* (*Osmundaceae*) в СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 390—391.

Гернет К. О гербариях и гербаризации, преимущественно по отношению к исследованию флоры Санкт-Петербургской губернии // Естественно-исторические исследования Санкт-Петербургской губернии. Т. 1. Вып. 2. Исследования ботанические. СПб., 1864. С. 1—55.

Гнучева В. Ф. Материалы для истории экспедиций Академии наук в XVIII и XIX веках // Тр. Архива АН. Вып. 4. М.; Л., 1940. 310 с.

Гусев Ю. Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет // Бот. журн. Т. 53. № 11. С. 1569—1579.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940. 212 с.

Липский В. И. Биографии и литературная деятельность ботаников и лиц, соприкасавшихся с Императорским Санкт-Петербургским Ботаническим Садом // Императорский Санкт-Петербургский Ботанический Сад за 200 лет его существования (1713—1913). Пг., 1913—1915. С. 1—536.

Манойленко К. В. Степан Петрович Крашенинников (1711—1755): путешественник, ботаник, просветитель // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 140—148.

Некрасова В. Л. Флора города Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей в XVIII веке // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 249—261.

Рудченко С. К., Сытин А. С. Мартын Матвеевич Тереховский (1740—1796), директор медицинского ботанического сада на Аптекарском острове в Петербурге // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 142—151.

Росков Ю. Р., Серов В. П. Охраняемые виды сосудистых растений Дудергофских высот // Тез. докл. на IV молодежной конф. ботаников Санкт-Петербурга «Проблемы охраны природы Дудергофских высот». СПб., 1992. С. 13—14.

[*Турчанинов Н. С.*] Список растений, находимых в окрестностях С. Петербурга, сочиненный г. Турчаниновым // Указатель открытий по физике, химии, естественной истории и технологии, издаваемый Николаем Щегловым. СПб., 1825. Т. 2. Ч. 2. № 4. С. 517—531; № 5. С. 679—698; № 6. С. 862—876.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 991 с.

Шаркова И. С. Фонд Жильбера Ромма // Рукописные источники по истории Западной Европы в архиве Ленинградского отделения института истории СССР. Л., 1982. С. 158—176.

Birks H. H., Paus A. Osmunda regalis in the early Holocene of Western Norway // Nord. J. Bot. 1991. Vol. 11. N 6. P. 635—640.

Georgi J. G. Versuch einer Beschreibung der natürlichen und ökonomischen Beschaffenheit des St.-Petersburgschen Gouvernements. St.-Petersburg, 1790. 159 S.

Gorter D. Flora ingrica ex schedis Stephani Krascheninnikow confecta et propriis observationis aucta. Petropoli, 1761. 190 p. [Gorter D.] Appendix ad Flora ingricam. 1764. C. 191—204.

Daszkiewicz P. Jean-Etienne Guettard's travel journal in Poland and northern Europe (1760—1762) // Archives of Natural History. 1998. Vol. 25. N 2. 281—282.

[*Oeder G. Ch.*] Icones plantarum sponte nascentium in regnis Daniae et Norvegiae, in ducatibus Slesvici et Holsaticae, et in comitatibus Oldenburgi et Delmenhorstiae; ad illustrandum opus de

iisdem plantis, regio jussu exarandum, Florae danicae nomine inscriptum. Hafnia [Копенгаген], [1761] 1764—1883. 17 vols.

Ruprecht F. J. In historiam stirpium Florae Petropolitanae. Diatribae // Ruprecht F. J. Symbolae ad historiam et geographiam plantarum rossicarum. Petropoli, 1846. P. 125—217.

Stafleu F. A. Linnaeus and the Linnaeans. Utrecht, 1971. 386 p.

Weinmann J. A. Ueber das merkwürdige Vorkommen und Verschwinden einiger Pflanzenarten in der Umgeben von Pawlowsk und Gatschina // Linnaea. 1836. Vol. 10. S. 221—224.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XII 1998

SUMMARY

Grigorij Sobolevskij (1741—1807) was professor of medicine, physician, botanist and director of the Medico-Botanical Garden on Aptekarsky Ostrov in St. Petersburg (now Botanical Garden of Komarov Botanical Institute). His «Flora Petropolitana» (1799) was a valuable contribution to Russian tradition of local floras. Sobolevskij intended the «Sanktpeterburgskaya Flora» (1801—1802) for the Russian book-buying public with an interest in plants for ornament as well as for medicine, but with little technical botanical knowledge.

Consequently he wrote it in Russian, not Latin. Sobolevskij's dates on a forgotten plant characteristics and their utilisation contain much useful information for the economic botany. A careful examination of bicentennial botanical records of a plant distribution is indicative of a changes in the St. Petersburg's flora.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57):58

НИКОЛАЙ СЕРГЕЕВИЧ КАМЫШЕВ (1899—1985)
к 100-летию со дня рождения

K. F. KHMELEV. NIKOLAY SERGEYEVICH KAMISHEV (1899—1985). ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY

6 августа 1999 г. исполнилось 100 лет со дня рождения известного российского ботаника, прекрасного знатока растительного покрова Центрально-Черноземного региона, доктора биологический наук, профессора Николая Сергеевича Камышева.

Н. С. родился в семье крестьянина Елецкого уезда Орловской губернии. В 1922 г. он окончил Елецкий педагогический техникум, а в 1927 г. — педагогический факультет Воронежского университета по естественному отделению. С 1927 по 1931 г. работал преподавателем естествознания и химии в средних школах и техникуме г. Ельца. В 1933 г. Н. С. окончил аспирантуру в Воронежском государственном университете под руководством выдающегося ученого, члена-корреспондента АН СССР, профессора Б. М. Козо-Полянского. Козо-Полянский был первым, кто приобщил Н. С. к исследовательской работе. Заметное влияние на научное мировоззрение Н. С. в области геоботаники оказал также известный геоботаник Т. И. Попов. Работая в сотрудничестве с ними и другими сотрудниками кафедры, Н. С. довольно скоро стал ученым с превосходной подготовкой и широким кругозором. Он часто вспоминал, что Козо-Полянский систематически посещал его лекции, структуру и содержание которых они затем вместе тщательно разбирали. Сам Козо-Полянский был выдающимся лектором — артистом, а потому и требования его были высоки. В Воронежском университете окончательно оформились научные интересы Н. С. в областях геоботаники, общебиологических проблем, флористической географии и др. В марте 1952 г. Н. С. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему «Динамика растительности степной залежи и целины в связи с освоением травопольной системы земледелия и охраной природы».

После смерти своего учителя Б. М. Козо-Полянского в 1957 г. Н. С. возглавил кафедру морфологии, систематики и географии растений Воронежского университета (с 1985 г. — кафедра биологии и экологии растений). Широкая научно-исследовательская работа велась в следующих основных направлениях: 1) степи, залежи, кальцефитная растительность, луга, дубравы, лесостепной комплекс, растительность водоемов; 2) фенология растительных сообществ; 3) экология дикорастущих кормовых растений; 4) флора и растительность пашенных сообществ; 5) классификация и систематизация растительных сообществ Центрального Черноземья; 6) ботанико-географическое районирование Центрального Черноземья.

Изучая степи (свой особо любимый объект), Н. С. выявил флору, растительность и аспекты Хреновской и Каменной степей (сейчас памятники природы всероссийского значения) и высказал предположение о генезисе степного покрова. Он считал, что в составе степей имеются представители межледниковых, ледниковых и послеледниковых генетических элементов. В частности, более 100 высокогорных видов (кавказские, карпатские, алтайские), попав в ледниковую эпоху на Русскую равнину, после отступления ледника остались и сохранили свои древние ритмы развития до сих пор. На основе знания красочных аспектов степей им были предложены

рациональные сроки сенокошения, рекомендованы мероприятия по улучшению состояния степей и разработаны объективные методы выявления красочного покрытия. По предложению Н. С. некоторые степи решением Воронежского облисполкома от 12.10.1959 г. были объявлены заповедными.

Н. С. очень интересовался Верхне-Донским реликтовым районом, куда он совершал неоднократные экспедиции. Он открыл новое местонахождение реликтовых растений (Сокольская гора — место впадения р. Быстрая Сосна в р. Дон) и наметил очередные проблемы их изучения. В результате исследования лугов им была дана характеристика растительности долин рек Дона, Белой и приведена классификация луговых сообществ, были выявлены комплексы различных ассоциаций в соответствии с разнообразием микрорельефа и засоленности почв, были высказаны предположения, что пойменные луга степной зоны имеют в основном естественное происхождение и в их составе имеются различные генетические элементы (по месту и времени происхождения). Вообще все природные сообщества им рассматривались с точки зрения улучшения и охраны. Поэтому пойменные луга Среднего Дона и р. Белой, по его предложению, постановлением Воронежского облисполкома от 21.01.1969 г. были объявлены заповедными.

Изучая засоренность полей, Н. С. выявил сорно-полевую флору Центрального Черноземья, установил видовое обилие (термин его!) разных посевов, константные виды, синузии, связь сорно-полевых растений с почвенно-климатическими условиями и культурными растениями, составил новую систему сорно-полевой растительности. Н. С. еще в 1939 г. доказал, что посевы культурных растений вместе с их сорняками являются закономерными сочетаниями — агрофитоценозами. В последние годы сложные агробиокомплексы он предложил называть агробиогеоценозами и разработал программу и методику их изучения. Таким образом, Н. С. является одним из основателей агрофитоценологии и агробиогеоценологии.

На основе многолетних экспедиционных исследований он провел в 1964 г. новое ботанико-географическое районирование растительности Центрального Черноземья. Им была составлена карта ботанических провинций, округов и районов Центрального Черноземья и карта растительности Воронежской области. Н. С. сделал большой вклад в разработку теории классификации и районирования растительных сообществ. Он предложил свою систему таксономических единиц растительности и привел критерии их выделения. Вообще все элементы растительного покрова Центрального Черноземья и соседних областей Н. С. Камышев попытался освещать с точки зрения развития, т. е. с позиций дарвинизма. Поэтому он не мог не включиться в известную дискуссию по видообразованию, выступив против «теории порождения видов» Т. Д. Лысенко и в защиту подлинного дарвинизма. За свое выступление он был снят с должности проректора Воронежского университета по науке.

Здесь затронут далеко не весь перечень научных проблем и работ Н. С. Всего им опубликовано свыше 140 научных статей, монографий и учебников, среди последних необходимо отметить «Основы географии растений» (1961), «Введение в фитоценологию» (1978), по которым училось не одно поколение студентов.

Теоретические достижения науки Н. С. стремился довести до широких масс населения, публикуя научно-популярные брошюры и газетные статьи, выступая на собраниях научных сотрудников, агрономов, учителей и колхозников. Не жалея ни сил, ни времени, он приучал своих учеников самостоятельно мыслить, всесторонне подходить к решению стоящих перед ними задач. Деятельность Н. С. Камышева получила высокую оценку правительства. Он был награжден орденом «Знак Почета», несколькими медалями за участие в Великой Отечественной войне и медалями ВДНХ. Н. С. был простым в общении, благожелательным к людям, жизнерадостным, скромным, он отличался большим трудолюбием и оптимизмом. Память о нем как о разностороннем ученом и прекрасном человеке навсегда сохранится в сердцах его учеников.

© К. Ф. Хмелев

Воронежский государственный университет
E-mail: root@adm.vsu.ru

Получено 12 IV 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:582:069.51

Index Herbariorum Sinicorum / Ed. by Fu Li-Kuo. Beijing: China Science and Technology Press, 1993. 459 p. (Справочник по гербариям Китая / Под ред. Фу Ли-Куо. Пекин, 1993. 459 с.)

M. G. PIMENOV. (*A REVIEW*). GUIDE TO CHINESE HERBARIA / ED. BY FU LI-KUO. 1993

Интерес к изучению флоры Китая непрерывно растет за пределами этой страны, в том числе и в России. Не просто восхищение богатством флоры Китая, не только чисто утилитарное внимание к ней как неисчерпанному источнику новых декоративных, лекарственных и других полезных растений, но вполне профессиональный интерес систематиков и флористов, осознающих, что без основательного и конкретного знания китайских таксонов и их распространения представления о флоре Евразии и ее генезисе остаются неполными и часто неверными. Растущая открытость страны для иностранцев после стольких лет изоляции (и кардинальные изменения в этом же направлении в России), реализуемый в настоящее время грандиозный проект впервые издать «Флору Китая» на английском языке в результате сотрудничества китайских и иностранных ученых — все это способствует превращению «Поднебесной» из только экзотической мечты ботаников-иностранцев в поле исследований, да еще в какое поле! Ведь во флоре Китая в настоящее время насчитывается не менее 30 000 видов, а число ботанических загадок вряд ли могло быть кем-либо подсчитано.

Поэтому очень актуально появление справочника по китайским гербариям, далеко не все из которых нашли отражение в «Index Herbariorum» (1990). По данным рецензируемого справочника, сейчас в Китае насчитывается 370 гербариев, из которых 318 сочтены достойными быть включенными в «Index Herbariorum Sinicorum».

Книга состоит из двух главных частей; одна из них написана на китайском языке, другая — на английском. Они различаются и по структуре расположения материала. В китайской части гербарии характеризуются в алфавитном порядке их латинских аббревиатур, принятых в 8-м издании «Index Herbariorum» (1990). Добавлены также аббревиатуры, которые долгое время применяются в специальной китайской литературе. В английской же части гербарии расположены по провинциям Китая (отдельно выделена столичная муниципалия Бейджин = Пекин), в пределах их — по алфавиту городов, а если в городе несколько гербариев, — в алфавитном порядке аббревиатур.

Для каждого гербария сообщаются: местонахождение (город); аббревиатура; принадлежность к определенному институту, университету или академии; почтовый адрес, фамилия корреспондента для переписки, телефон, факс; административное подчинение; год основания; число образцов; наиболее ценные коллекции (фамилии коллекторов и названия экспедиций); специализация гербария; другие гербарии, включенные в его состав (если есть); сведения об обмене образцами; штат (директор, сотрудники; для каждого — год рождения и научная специализация); научные издания (периодика, крупные «Флоры»), выпускаемые в данном гербарии (институте).

Крупнейшими по числу хранящихся образцов в Китае являются гербарии Института ботаники в Пекине (Сианшань) Академии наук (Academia Sinica, AS) — 1 900 000 листов, Куньминского института ботаники, пров. Юньнань, г. Куньмин (Хейлонтань) (AS) — 1 000 000, Отдела таксономии Южно-Китайского института

ботаники, пров. Гуйчжоу, г. Гуандон (AS) — 710 000, Отдела таксономии Института ботаники пров. Цзянсу, г. Нанкин — 620 000, Северо-Западного института ботаники, пров. Шэнси, г. Синьян (AS) — 520 000 и т. д. Больше всего гербариев в пров. Сычуань (32, при численности населения 110 млн человек), но по числу хранящихся листов на первом месте Пекин. Всего в 318 учтенных гербариях хранится 16 135 547 образцов.

В справочнике имеются полезные приложения — алфавитный индекс важнейших коллекций в порядке особым образом латинизированных (pinyin) фамилий коллекторов с указанием локализации сборов, а также подробный список сотрудников гербариев. Наконец, в последнем приложении гербарий можно найти по его аббревиатуре.

Справочник открывает для многих ботаников подлинную картину гербарного дела в Китае. Для некоторых окажется неожиданным число заслуживающих внимания гербариев в стране и распыленность коллекций между многими ботаническими центрами. Это относится, между прочим, и к хранению типового материала. Поэтому рецензируемое издание несомненно долго будет полезно для всех, кто связан с изучением флоры Китая и ее таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Index Herbariorum. 8th ed. Pt 1. The herbaria of the world / Ed. by K. Holmgren, N. H. Holmgren, L. C. Barnett. New York, 1990. 693 p. (Regn. Veget.; Vol. 120).

© *М. Г. Пименов*

Ботанический сад
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Получено 28 V 1999

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES
(Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 10)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ископаемые растения — plantae fossiles

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям (шрифт — Times Cyr; размер шрифта — 14; интервал между строк — 1.5).

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста;

для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.). [В конце аннотации следует привести ключевые слова].
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится (по желанию авторов — их электронный адрес).
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, O̳ — прописная буква, ō — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, З̳ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать заметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.
Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 10) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 10) Стр.

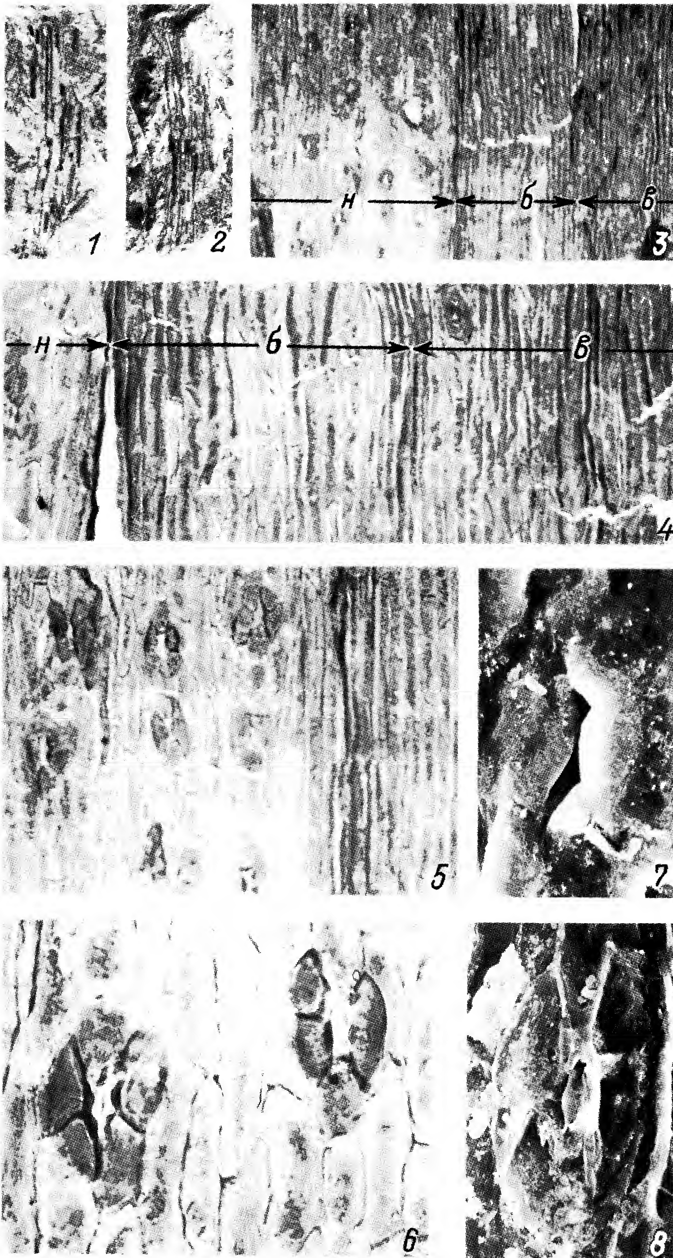


Таблица I. *Czekanowskia samyliniae.*

1, 3—5, 7, 8 — голотип. обр. 821/6а: *1* — остатки листьев, нат. вел.; *3* — неполный разворот кутикулярной пленки, ×63; *4* — участки боковинки и верхней эпидермы, ×160; *5* — устьичные ряды в нижней эпидерме, ×160; *7* — устьице, снаружи, СЭМ, ×1000; *8* — устьице, изнутри, СЭМ, ×600; *2, 6* — обр. 821/6б: *2* — остатки листьев, нат. вел.; *6* — устьица, ×400. На изображениях развернутых кутикулярных пленок (*3, 4*) стрелками показаны границы нижней (*н*), верхней (*в*) и боковых (*б*) эпидерм.

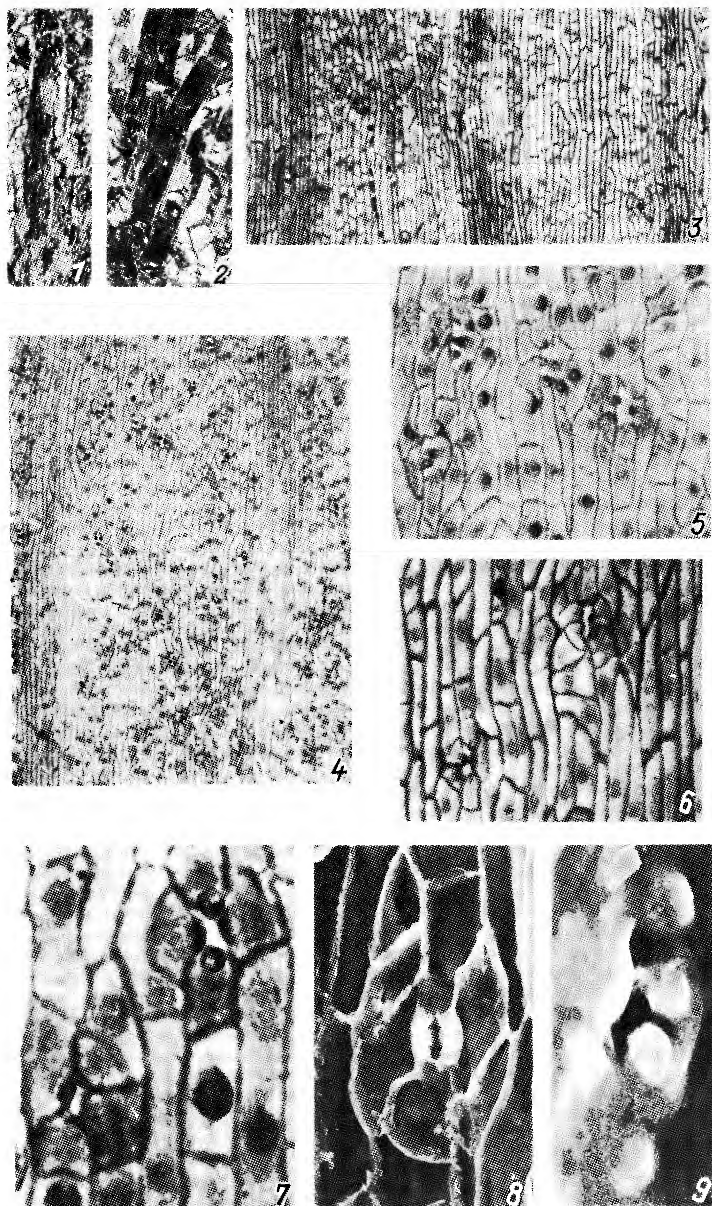


Таблица II. *Phoenicopsis latifolia.*

1, *3—6*, *8*, *9* — обр. 821/17: *1* — остатки листа, нат. вел.; *3* — участок верхней эпидермы с устьицами, ×63; *4* — устьичные полосы в нижней эпидерме, ×63; *5* — устьица в нижней эпидерме, ×160; *6* — устьица в верхней эпидерме, ×160; *8* — устьице, СЭМ, изнутри, ×500; *9* — устьице, снаружи, ×750; *2*, *7* — обр. 821/25: *2* — остатки листьев, нат. вел.; *7* — устьица, ×400.

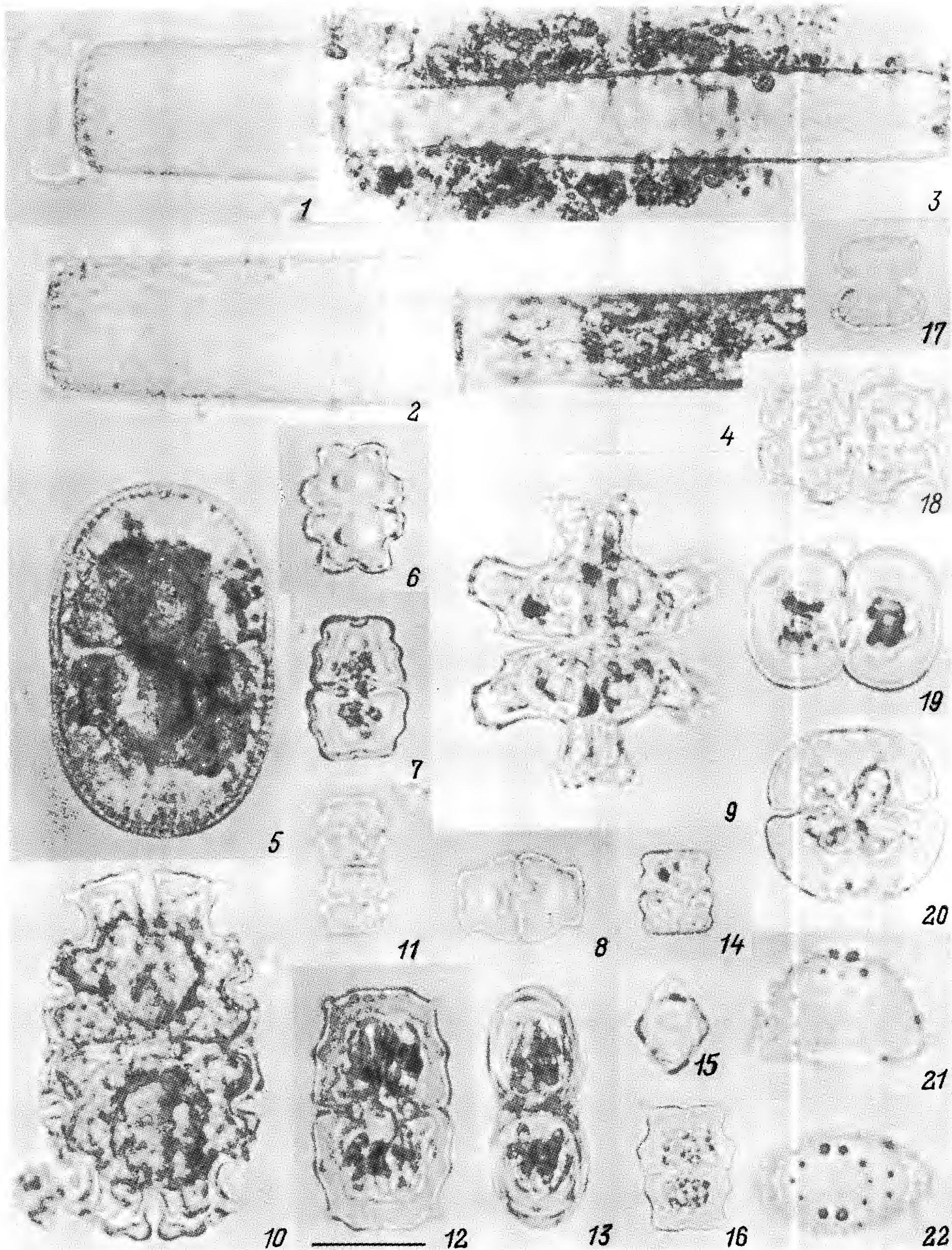


Таблица I.

1, 2 — ***Pleurotaenium simplicissimum*** (*1* — общий вид полуклетки, *2* — верхушка полуклетки с остатками первичной клеточной стенки); *3, 4* — ***P. alternans*** (*3* — общий вид полуклетки, *4* — верхушка полуклетки); *5* — *Actinotaenium wollei*; *6* — ***Euastrum binale*** var. *papilliferum*; *7* — *E. insulare* var. *basichondrum*; *8* — *E. luetkemuelleri* var. *carniolicum*; *9* — *E. platycerum*; *10* — *E. praemorsum*; *11* — *Cosmarium sinostegos* var. *obtusus*; *12, 13* — *C. tetragonum* var. *ornatum* (*12* — общий вид полуклетки, *13* — вид сбоку); *14* — *C. norimbergense* var. *depressum*; *15, 16* — *Euastrum subalpinum* var. *crassum* (*15* — общий вид полуклетки, *16* — вид сверху); *17* — *Cosmarium wittrokii*; *18* — *Euastrum pulchellum*; *19* — *Cosmarium tumidum*; *20* — *C. decahondrum*; *21, 22* — *C. quinarium* (*21* — общий вид полуклетки, *22* — вид сверху). Масштабная линейка — 20 мкм.

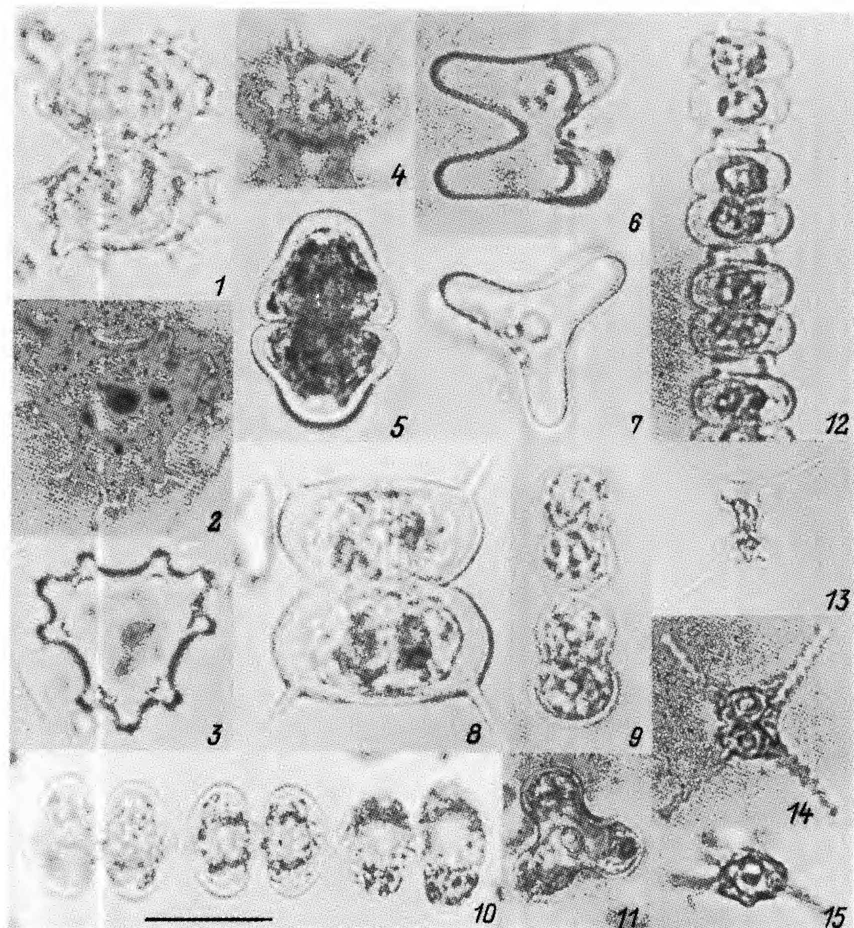


Таблица II.

1—4 — *Staurastrum hantzschii* var. *congruum* (*1* — общий вид клетки, *2* — вид со стороны перешейка, *3* — вид сверху, *4* — порядок расположения отростков на углах); *5* — *S. trihedrale*; *6*, *7* — *S. sublaevispinum* (*6* — общий вид клетки, *7* — вид сверху); *8* — *Staurodesmus bulnheimii*; *9* — *Spondylolosium panduriforme* var. *panduriforme* f. *limneticum*; *10*, *11* — *S. javanicum* (*10* — общий вид, *11* — вид сверху); *12* — *Sphaerozosma filiforme*; *13* — *Staurodesmus extensus*; *14*, *15* — *Staurastrum tetracerum* var. *irregulare* (*14* — общий вид клетки, *15* — вид сверху). Масштабная линейка — 20 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 10. 1—160.